





# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER TIERE.

---

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGEL  
IN GIESSEN.

---

NEUNUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 42 TAFELN UND 43 ABBILDUNGEN IM TEXT.



JENA,  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.  
1910.



Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

3803

E384

3



# Inhalt.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 29. Januar 1910.)

	Seite
PAUL, GEORG, <i>Petalostoma minutum</i> KEFERSTEIN und verwandte Arten nebst einigen Bemerkungen zur Anatomie von <i>Onchnesoma steenstrupii</i> . Mit Tafel 1—2 . . . . .	1
ENGEL, HEINRICH, Die Zähne am Rostrum der Pristiden. Mit Tafel 3—6 und 2 Abbildungen im Text . . . . .	51
HOUY, REINHARD, Beiträge zur Kenntnis der Haftscheibe von <i>Echeneis</i> . Mit Tafel 7—10 und 1 Abbildung im Text . . . . .	101

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 19. März 1910.)

GLAESNER, LEOPOLD, Studien zur Entwicklungsgeschichte von <i>Petromyzon fluviatilis</i> . Mit Tafel 11—12 und 31 Abbildungen im Text	139
TOPPE, OTTO, Untersuchungen über Bau und Funktion der Nesselzellen der Cnidarier. Mit Tafel 13—16 . . . . .	191
BECKER, RICHARD, Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipteren-Larven. Mit Tafel 17—19 und 4 Abbildungen im Text	281

## Drittes Heft.

(Ausgegeben am 21. Juni 1910.)

BECHER, SIEGFRIED, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Paractinopoden. Mit Tafel 20—24 und 2 Abbildungen im Text	315
WUNDERER, HANS, Die Entwicklung der äußern Körperform des Alpensalamanders ( <i>Salamandra atra</i> LAUR.). Mit Tafel 25—33	367
TÖRNE, OSKAR, Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. Mit Tafel 34—35. . . . .	415

## Viertes Heft.

(Ausgegeben am 4. Juni 1910.)

	Seite
HACHLOV, L., Die Körperwand von <i>Hirudo medicinalis</i> , nebst einigen Bemerkungen über die BAYER'schen Organe von <i>Clepsine sex-oculata</i> . Mit Tafel 36—38 und 3 Abbildungen im Text . .	449
SCHEPOTIEFF, ALEXANDER, Amöbenstudien. Mit Tafel 39 . . .	485
DRENKELFORT, HEINRICH, Neue Beiträge zur Kenntniss der Biologie und Anatomie von <i>Siphylurus lacustris</i> EATON. Mit Tafel 40—42	527

---



Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Über *Petalostoma minutum* Keferstein und verwandte Arten

nebst einigen Bemerkungen zur Anatomie von  
*Onchnesoma steenstrupii*.

Von

Georg Paul.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Gießen.)

Mit Tafel 1–2.

---

Obgleich über die Sipunculiden eine Reihe von Arbeiten veröffentlicht worden ist, so sind doch nur wenige darunter, ausgenommen solche über *Sipunculus nudus*, die eine eingehendere Darstellung von der Organisation dieser Tiere geben. Besonders die ganz kleinen Formen haben meist nur eine systematischen Zwecken dienende weniger eingehende Untersuchung erfahren. Im Zoologischen Institut zu Gießen, an dem ich während meines Studiums arbeitete, war Material von einer solchen kleinen Form, *Petalostoma minutum* KEFERSTEIN, vorhanden. Es erschien nicht aussichtslos, diese Art einmal genauer zu untersuchen, sollte sie doch nach KEFERSTEIN durch das Fehlen eines Blutgefäßes und die starke Reduktion des Tentakelsystems bis auf 2 blattförmige, solide Tentakel eine besondere Stellung einnehmen.

Das vorhandene Material stammte von der normannischen Küste (Cherbourg und Tatihou), wo es von Herrn Prof. P. FAUVEL ge-

sammelt worden, der es Herrn Prof. SPENGLER zum Geschenk gemacht hat. Um sicher zu sein, daß ich auch das KEFERSTEIN'sche *Petalostoma minutum* vor mir habe, untersuchte ich auch typische Exemplare von KEFERSTEIN, die bereitwilligst durch die Güte des Herrn Prof. EHLERS vom Zoologischen Institut zu Göttingen überlassen wurden. Von großem Werte für den Fortgang meiner Untersuchung war es endlich, daß es gelang, zu wiederholten Malen ziemlich reichliches lebendes Material im Jahre 1905 von Helgoland zu erhalten, wo die Art, wie wir durch eine Mitteilung des Herrn Geheimrat Prof. EHLERS erfuhren, lebt.<sup>1)</sup> So konnte ich nicht nur Beobachtungen an diesem machen, sondern auch durch Anwendung verschiedener Konservierungsmittel mir gutes Material zur mikroskopisch-anatomischen Untersuchung verschaffen. Für letztern Zweck erwies sich die Fixierung mit HERMANN'scher Flüssigkeit als besonders geeignet. Das Zellplasma färbte sich schon bei der Konservierung grau, so daß nur eine Kernfärbung — und zwar war dann die Färbung mit Eisenhämatoxylin die beste — nötig war.

Hier will ich bemerken, daß das Aufkleben der Schnitte von so konserviertem Material Schwierigkeiten bereitete, insofern als diese, namentlich die Körperwand, während des Färbens sich leicht vom Objekträger lösten. Dies ließ sich verhindern durch Überstreichen der aufgeklebten Schnitte mit einer dünnen Photoxylinlösung. Das feine Häutchen beeinträchtigte das Färben in keiner Weise.

Während meiner Arbeit erhielt Herr Prof. SPENGLER durch Herrn Dr. SHIPLEY in Cambridge Material von *Onchnesoma sarsii* und *Onchnesoma steenstrupii*, das er mir ebenfalls zum Untersuchen überließ. Da sich sehr bald herausstellte, daß *Onchnesoma sarsii* von KOREN u. DANIELSSON nicht ganz richtig beschrieben war, daß es vielmehr eine dem *Petalostoma minutum* nahe verwandte Art sei, nahm ich es in meine Untersuchung auf. Das gleiche geschah mit 2 andern Arten, *Phascolosoma sabellariae* THÉEL und *Phascolosoma improvisum* THÉEL, die Herr Prof. THÉEL in Upsala die Güte gehabt hatte, dem Zoologischen Institut zu übersenden. So ist es mir möglich geworden, auch einige Aufklärung über die Vermutungen zu geben, die THÉEL an die Untersuchung dieser beiden Formen geknüpft hatte. Nebenbei untersuchte ich dann noch die mir zur Verfügung

1) Hiernach ist er dort „an der Westküste an den zur Ebbezeit freilaufenden Klippen häufig . . ., reihenweise gelagert im feinen Schlamm, der die Spalten im Gestein füllt, wenn man die schiefrig blätternden Platten mit dem Brecheisen abhebt“. Das Material lieferte uns die Biologische Anstalt.

stehenden Exemplare von *Onchmesoma steenstrupii*. Die wenigen Resultate, die ich hierbei erhielt, sind anhangsweise am Schlusse mitgeteilt.

## Die untersuchten Arten.

### 1. *Petalostoma minutum* KEF.

*Petalostoma minutum* wurde von KEFERSTEIN im Jahre 1862 unter dem Namen *Phascolosoma minutum* als neue *Phascolosoma*-Species zum ersten Male beschrieben. KEFERSTEIN fand gelegentlich seines Aufenthaltes in St. Vaast-la-Hougue an der nord-französischen Küste das Tier in den Spalten des Granits am Strande.

In seiner Arbeit „Untersuchungen über niedere Seetiere“ (1863) gibt er folgende Artbeschreibung: „Körper länglich-oval, fast glatt und nur mit mikroskopischen Papillen besetzt. Rüssel länger als der Körper, mit nur 2 Tentakeln, die blattförmig und ohne Hohlraum für das Blut sind, weshalb auch das Tentakelgefäßsystem fehlt. Ansatz der Retraktoren ganz im Hinterende. Körper 6 mm, Rüssel 8 mm lang.“

In der allgemeinen Beschreibung der Gattung *Phascolosoma* finden sich noch folgende Angaben über *Ph. minutum*: Die Hautpapillen sind 0,04 mm groß. Haken sind nicht vorhanden. Die innere Muskellage ist nicht in Längsstränge gesondert, sondern bildet eine kontinuierliche Schicht. Die linsenförmigen Blutkörper der Leibeshöhlenflüssigkeit haben einen Durchmesser von 0,037 mm. Außerdem finden sich in der Leibeshöhlenflüssigkeit maulbeerförmige Klümpchen, die aus 0,004—0,006 mm großen, gleichmäßigen Körnern bestehen, und 0,01—0,02 mm große feinkörnige Zellen.

Der Darm ist in seinem ganzen Verlauf mit kleinen, fingerförmigen Aussackungen versehen, welche innen (außen nicht) lange Cilien tragen, und die 0,05—0,08 mm groß sind. Ein Spindelmuskel ist vorhanden, der aber nur die Darmwindungen untereinander verbindet, indem von ihm quirlförmig zahlreiche Muskelfasern abgehen.

*Phascolosoma minutum* hat 2 blattförmige Tentakel, von denen auf jeder Seite des Mundes einer steht, mit seiner breiten Fläche der Mundspalte parallel laufend, sie aber nicht bis zur Bauchseite begleitend. Die Tentakel sind mit Cilien besetzt, nur die Spitze ist konstant nackt. Außen von diesen Tentakeln stehen um den Mund 5 kurze wimpernde Lappen, einer auf der Bauchseite, auf jeder Seite



ein Paar; auf der Rückenseite lassen sie eine Lücke, in der die Tentakel stehen. Weder Tentakel noch Lappen enthalten einen Hohlraum, das Gefäßsystem fehlt.

Am Gehirn fehlen Augen. Vom Gehirn geht nach vorn eine Nervenmasse, die sich in 2 Stränge teilt, welche zu den Tentakeln gehen.

Die Segmentalorgane sind frei.

Im Blute fanden sich von Geschlechtsprodukten nur Eier in allen Entwicklungsstadien. Sie kleben oft zu 2—5 aneinander. Die kleinsten Eier haben 0,04 mm, die größten 0,22—0,28 mm Durchmesser.

Schon in dieser ersten Beschreibung sagt KEFERSTEIN, daß man nach den Tentakeln und wegen des Fehlens des Gefäßsystems eine eigne Gattung machen könne; er lasse die Form vorläufig bei *Phascolosoma*, da sie die einzige Art dieser Bildung sei.

In der 1865 veröffentlichten Arbeit „Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis der Sipunculiden“ erscheint *Phascolosoma minutum* unter dem Namen *Petalostoma minutum* als einziger Vertreter der Gattung *Petalostoma*. Die angegebene Arbeit weist folgende Gattungsdiagnose auf:

*Petalostoma* KEFERSTEIN: Sipunculaceae mit 2 großen soliden blattförmigen Tentakeln über dem Munde; ohne Gefäßsystem.

Die Artbeschreibung ist auch hier nur kurz: Körper etwa 4 mal so lang wie dick. Rüssel länger als der Körper. Haut mit nur mikroskopischen Papillen gleichmäßig bedeckt. Über dem Munde 2 blattförmige, solide Tentakel, zur Seite und unter demselben noch einige kleine stumpfe, bewimperte Hautzacken.

Muskulatur dünn, ohne Ring- und Längsstränge. 4 Retractoren, die sich dicht beieinander im hintern Drittel des Körpers ansetzen und von denen die beiden einer Seite sogleich zu einem Muskel verschmelzen. Wenige ganz freie und lose Darmwindungen, Enddarm kurz. Gefäßsystem fehlt völlig. Segmentalorgane kurz, ganz frei. Eier mit einfacher, dünner Dotterhaut.

Körper 6 mm. Rüssel 8 mm lang.

St. Vaast-la-Hougue in der Normandie in den Spalten des gneißartigen Granits, am Ebbestrand, nicht häufig.

Seitdem ist unsere Art 1900 von PIERRE FAUVEL bei Cherbourg in der Anse Sainte-Anne wiedergefunden (1900, p. 316), und derselbe Autor erwähnt sie aus dem gleichen Gebiete und bei Tatihou 1905 (p. 72).

### Eigene Untersuchung.

Im ausgestreckten Zustande beträgt die Gesamtlänge des Wurmes etwa 14 mm. Davon entfallen auf Rumpf und Rüssel annähernd gleiche Teile, wenn man als Rüssel den Teil vor der Afteröffnung ansieht. Der Rüssel kann jedoch auch kürzer sein. Der zylindrische Rumpf ist bei den größten Exemplaren in normalem Zustand bis 1,5 mm dick, hinten halbkugelförmig abgerundet oder etwas zugespitzt und geht vorn in den ebenfalls zylindrischen Rüssel allmählich über. Dieser hat einen geringern Durchmesser. An seinem Vorderende zeigt er eine kleine Anschwellung, die sich auch durch ihre hellere Farbe von dem sonst gelb bis bräunlich gefärbten ganzen übrigen Körper abhebt. Hier liegt die Mundöffnung, die von einigen Hautzacken umstellt ist, von denen die beiden dorsalen etwas größer sind. Dies sind die beiden blattförmigen Tentakel bei KEFERSTEIN.

Die Oberfläche des Körpers ist im großen und ganzen glatt, nur bei der Kontraktion bilden sich, besonders am Hinterende des Rumpfes und an der Rüsselbasis, Falten der Cuticula, so daß dort eine Felderung entsteht. Es finden sich weder Hautpapillen noch Haken. (Siehe dazu Abschnitte „Cuticula“ und „Allgemeines“.)

Außer der Mundöffnung und der oben genannten Afteröffnung, die auf der Dorsalseite des Tieres an der Übergangsstelle von Rumpf und Rüssel liegt, bemerkt man auf der Körperoberfläche 2 weitere Öffnungen. Sie liegen in derselben Körperregion wie die Afteröffnung, aber seitlich, und sind die äußern Mündungen der Segmentalorgane.

Die sich aus 2 Muskellagen, der Epidermis und der Cuticula aufbauende Körperwand umgibt in fast überall gleicher Dicke die geräumige Leibeshöhle. Die Körperwand ist gewöhnlich nicht sehr durchsichtig, nur bei einzelnen Exemplaren ließen sich die innern Organe von außen deutlich wahrnehmen.

In der Leibeshöhle bewegt sich eine zahlreiche feste Bestandteile enthaltende Blutflüssigkeit, die alle innern Organe umspült.

Das Darmkanalsystem ist ein langer Schlauch, der sich beim ausgestülpten Tier in gerader Richtung von der Mundöffnung bis in die Rumpfregion erstreckt, nach hinten einige spiralförmige Windungen beschreibt, sich umwendet und innerhalb dieser Spirale eine zweite Spirale bildet und vom Vorderende der so entstandenen Doppelspirale sich zur Afteröffnung begibt. Die Windungen der Spirale durchzieht ein Spindelmuskel, der sich bei der Afteröffnung

an der Körperwand inseriert und mittels feiner Fäden die Spirale in ihrer Lage erhält.

Fast durch die ganze Länge des Körpers erstreckt sich das Nervensystem. Dorsal vom Darmkanal, ganz im Vorderende, liegt das Gehirn, welches durch einen kurzen Kanal mit der Körperoberfläche in Verbindung steht. Vom Gehirn gehen 2 Commissuren aus, die den Darmkanal umgreifen und zum Bauchnervenstrang ziehen. Dieser liegt als ein leicht biegsamer Stab auf der Bauchseite des Tieres und zieht von der Stelle, wo ihn die Gehirncommissuren erreichen, bis fast an das Hinterende des Rumpfes.

Die beiden Segmentalorgane sind sackförmige Gebilde, die in ihrem vordern festgehefteten Ende meist etwas weiter sind als im hintern freien. Außer der oben erwähnten äußern Öffnung besitzen sie noch eine innere, durch die sie mit der Leibeshöhle kommunizieren.

Von Organen, die in der Leibeshöhle gelegen sind, bemerkt man noch 2 kräftige Muskeln, die Rüsselretractoren. Sie entspringen auf der Ventralseite ungefähr in der Mitte des Rumpfes zu beiden Seiten des Nervensystems aus der Längsmuskulatur der Körperwand und ziehen getrennt nach vorn, um sich um den Ösophagus zu einer diesen umgebenden Muskellage zu vereinigen. Diese geht dann ganz vorn in die Muskulatur der Rüsselwand über.

An der Ursprungsstelle der Retractoren liegt das Geschlechtsorgan in Form eines schmalen Bandes.

### Die Haut.

Die Haut von *Petalostoma minutum* besteht im wesentlichen aus der Epidermis und einer darüberliegenden Cuticula. Ein Corium ist nicht im ganzen Körper ausgebildet, sondern nur an einzelnen Stellen durch ein Bindegewebe vertreten.

### Epidermis.

KEFERSTEIN gibt an, daß an gewissen Stellen des Körpers unter der Cuticula nur vereinzelte Hypodermiszellen vorhanden seien. Diese Angabe ist unrichtig, denn überall stellt sich die Epidermis dar als eine ununterbrochene einschichtige Lage von Zellen, deren Grenzen deutlich zu erkennen sind (Fig. 4 *ep*). Die Epidermis hat je nach dem Kontraktionszustand eine verschiedene Dicke. Im allgemeinen sind die Epidermiszellen im Rumpf höher als im Rüssel. Von der Fläche gesehen sind die Zellen polygonal. Ihr Plasma ist

mit zahlreichen feinen Körnchen erfüllt, die beim lebenden Tiere eine gelbliche Färbung haben. In der Mitte der Zelle liegt ein großer Kern.

Im vordern verdickten Teile des Rüssels hat die Epidermis ein etwas anderes Aussehen (Fig. 3 *rr*). Bei den ganz ausgestülpten Exemplaren kann man beobachten, daß hier die Epidermiszellen sehr hoch sind und nur mit ihren äußern Enden aneinanderstoßen, so daß Zwischenräume zwischen den Zellen entstehen. Verfolgt man die Epidermis bis zu ihrem Übergange in das Epithel des Pharynx, so sieht man, daß gerade an der Übergangsstelle die Epidermiszellen sehr niedrig sind. Hier ist überhaupt die Körperwand sehr dünn, da sie gleichsam als Gelenkhaut zwischen Pharynx und Rüsselwand beim Ein- und Ausstülpen des Rüssels wirkt. Die Dünnhheit der Körperwand wird auch mit dadurch verursacht, daß an dieser Stelle das Bindegewebe fehlt, welches sowohl auf dem Pharynx als auch dem anstoßenden verdickten Teile des Rüssels ausgebildet ist.

In der Höhe der Epidermis finden sich sehr zahlreiche rundliche Organe, welche ich als Hautorgane bezeichnen will (Fig. 4 *ho*). Bei größern Sipunculiden werden mehrere Arten solcher Organe beschrieben, teils als Secretions-, teils als Sinnesorgane. Die Kleinheit des Objekts sowie der Erhaltungszustand der Zellen in meinen Schnitten gestatteten mir keinen sichern Schluß, ob hier auch zweierlei Organe vorliegen, oder ob es nur Sinnesorgane oder nur Drüsen sind. Ganz ausgeschlossen war es, Untersuchungen über die Verbindung der Organe mit Nerven zu machen. Ich muß mich daher darauf beschränken, die Hautorgane lediglich zu beschreiben, wie ich sie beobachtet habe.

Jedes Hautorgan besteht aus einem mehr oder weniger kugligen Körper und einem engen Ausführungsgang. Letzterer durchsetzt die Cuticula. Die Gestalt des Körpers des Organs ist fast kuglig bei stark kontrahierter Haut, sie ist dagegen ellipsoidisch oder fast plattenförmig, wenn sich die Haut im Streckungszustand befindet. Im Körper des Organs bemerkt man zuweilen eine feinkörnige Masse, die wohl als Secret zu betrachten ist. Daneben enthält er eine Anzahl Zellen, meist mehr als 10, von denen aber nur die Kerne, diese jedoch sehr deutlich, wahrnehmbar sind. Da Zellgrenzen nicht vorhanden und die Kerne bald nach der Mitte des Organs, bald nach der Seite verschoben oder ganz unregelmäßig ver-



teilt sind, so läßt sich über die Anordnung der Zellen und ihr Verhältnis zum Secret nichts aussagen.

Wenn oben gesagt wurde, daß diese Hautorgane in der Höhe der Epidermis liegen, so bedarf dies einer Einschränkung. Denn bei genauerm Zusehen bemerkt man, daß die Epidermis da, wo die Organe liegen, sehr dünn wird und über die Organe hinzieht, so daß diese eigentlich unter der Epidermis liegen. Dies tritt deutlich zutage im vordern Teile des Rüssels, denn hier finden sich die Hautorgane in dem dort ausgebildeten Corium.

Einzellige Drüsen habe ich in der Haut von *Petalostoma minutum* nicht gefunden.

### Corium.

Ein Corium, wie es bei andern, größern Sipunculiden ausgebildet ist, ist bei *Petalostoma minutum* nicht vorhanden. Wenn ihm auch ein Corium zukommt, so kann es nur vertreten sein durch eine Masse, die man zuweilen in den Lücken zwischen Epidermis, Hautorganen und Ringmuskulatur wahrnimmt. Diese Masse ist glashell und enthält hier und da Kerne. Im vordern verdickten Teile des Rüssels findet sie sich überall unterhalb der Epidermis. Sie dringt zwischen die Enden der auseinanderweichenden Epidermiszellen ein und enthält in sich eingelagert die Ringmuskelfasern, die hier keine zusammenhängende Schicht mehr bilden. Auch die Längsmuskulatur zeigt in diesem kurzen Abschnitt keine solche Geschlossenheit wie im übrigen Rüssel. Auch zwischen ihren Fasern zeigt sich jene Masse. In letztere eingelagert finden sich weiter die Hautorgane und Kerne, welche sehr wahrscheinlich Bindegewebszellen angehören. In der vordern Rüsselpartie ist also die ganze Körperwand etwas anders ausgebildet. Ihre Schichten sind lockerer, und zwischen sie schiebt sich, alles umflechtend, ein Bindegewebe, welches auch hier nicht als eine deutliche Schicht zwischen Epidermis und Muskulatur, als ein Corium, auftritt.

### Cuticula.

Die Cuticula ist eine chitinartige Hülle, welche sich aus mehreren Schichten aufbaut, was man besonders deutlich in Schnitten an verletzten Stellen wahrnehmen kann. Betrachtet man die Cuticula bei sehr starker Vergrößerung von der Fläche, so bemerkt man ein feines Gitterwerk von Fasern. Diese verlaufen in 2 Richtungen, die sich unter einem Winkel von ungefähr  $120^{\circ}$  schneiden.

Die Cuticula ist meist am dicksten am Hinterende des Tieres, wo sie etwa  $\frac{1}{3}$  der Körperwandstärke ausmacht. Im vordern Teil des Rumpfes ist sie etwas dünner, aber gewöhnlich noch dicker als auf dem Rüssel. Gegen dessen vorderes Ende wird sie immer dünner und ist auf dem verdickten Teil und an der Übergangsstelle in der Rüssel- zur Pharynxwand eine kaum wahrnehmbare Schicht.

Im allgemeinen trägt die Cuticula von *Petalostoma minutum* keine Haken. Bei 2 Exemplaren beobachtete ich jedoch, und zwar in mehr als einer Reihe angeordnet, ganz kleine Haken dicht hinter dem Vorderende des Rüssels. Papillen sind ebenfalls nicht vorhanden. Nur sind die Stellen, an denen der Ausführungsgang der Hautorgane mündet, zuweilen etwas über die umgebende Oberfläche erhoben (Fig. 24). Doch ist diese Erhebung so gering, daß man wohl nicht von Papillen reden kann. Als nicht ganz glatte Fläche präsentiert sich die Oberfläche der Cuticula nur im kontrahierten Zustand. Dann entstehen in ihr eine Menge von Falten, besonders in der Querrichtung, aber auch in der Längsrichtung, so daß es zuweilen, und dann besonders am Hinterende des Rumpfes und der Basis des Rüssels, zu einer regelmäßigen Felderung kommt.

Erwähnen muß ich noch, daß die Cuticula über den Hautorganen nicht ebenso dick ist wie sonst, sondern ihre Stärke wird hier geringer, so daß über dem Organ eine kleine Kuppel entsteht (Fig. 4). In sie ragt aber der Körper des Organs nicht hinein, sondern sie wird nur von dessen Ausführungsgang durchzogen.

### Muskulatur.

Die Hauptmasse der Körperwand macht die unter der Epidermis gelegene Muskulatur aus. Sie besteht aus einer äußern Ring- und einer innern Längsmuskelschicht. Eine diagonale Muskellage habe ich nicht gefunden. Die Ringmuskelschicht besitzt nicht die Mächtigkeit der Längsmuskellage. Sie ist im Rumpfe dicker als auf dem Rüssel. Daß im vordern Rüsselabschnitt die Ringmuskulatur keine geschlossene Schicht mehr bildet, ist bereits bei der Beschreibung des Coriums erwähnt. Auch die Längsmuskellage wird auf dem Rüssel dünner. Sie geht an dessen Vorderende in die Längsmuskulatur des Pharynx über.

Beide Muskelschichten bestehen aus langen spindelförmigen Muskelfasern. Im allgemeinen sind die Fasern der Ringmuskulatur dünner als die der Längsmuskelschicht. Aber auch in letzterer sind

sie von verschiedener Dicke; die innern haben stets einen geringern Durchmesser als die äußern. Ein Faserquerschnitt zeigt uns folgendes Bild (Fig. 4). Außen verläuft eine feine Membran. Nach innen davon liegt ein Ring von feinen Pünktchen, welcher einen hellen pünktchenfreien Raum einschließt. In diesem liegt stets, wenn der Schnitt in der entsprechenden Region die Faser getroffen hat, der Durchschnitt durch den Kern. Die ringförmig angeordneten Pünktchen sind die Querschnitte der Muskelfibrillen. Diese lassen also zwischen sich einen Raum, in dem der Kern gelegen ist. Letzterer ist ebenfalls spindelförmig und besitzt eine bedeutende Länge. Besonders in der Ringmuskulatur sind die Kerne stabförmig und sehr lang, während die Längsmuskulatur etwas, aber auch nur wenig, kürzere Kerne enthält.

Der geschilderte Bau der Muskelfaser stimmt vollkommen mit den Angaben überein, die ANDREAE und METALNIKOFF über die Fasern bei *Sipunculus nudus*, ANDREWS bei *Sipunculus gouldii* und SHIPLEY bei *Phymosoma varians* gemacht haben. ANDREAE gibt zwar an, er habe einen Kern nie gefunden, und auch ANDREWS spricht gar nicht vom Kerne, aber METALNIKOFF sagt, daß jede Zelle (Muskelfaser) in der Mitte eine kleine Erweiterung für den Kern habe. Auch SHIPLEY konstatiert die Anwesenheit eines Kernes: „The elongated oval nucleus lies entirely within the inner layer.“

Die Muskelfasern sowohl der Längs- als auch der Ringmuskulatur sind eingebettet in ein feines Bindegewebe, das hier und da als dieselbe helle Masse zutage tritt, die wir oben als „Corium“ bezeichnet haben. Es finden sich in ihr zuweilen Kerne, die Bindegewebszellen angehören dürften.

An den Mündungen der Segmentalorgane und am After zeigt die Muskulatur der Körperwand eine besondere Ausbildung.

Die Längsmuskulatur weicht an der Stelle, wo der Enddarm an die Körperwand herankommt, zur Seite und läßt diesen zwischen sich hindurch. Sie bildet so auf beiden Seiten des Afters je einen Muskel, der sich meist deutlich von der benachbarten Längsmuskulatur abhebt (Fig. 11 *sm*). In gleicher Weise weicht die Ringmuskulatur vor und hinter dem After aus; bei ihr konnte ich aber jene deutliche Abgrenzung eines Teiles der Fasern zu einem besondern Muskel nicht beobachten.

An den Ausmündungsstellen der Segmentalorgane verhalten sich die beiden Muskelschichten in ähnlicher Weise.

Von der Muskulatur der Körperwand nehmen noch andere



Muskeln, die in der Leibeshöhle verlaufen, ihren Ausgang. Zunächst sind da zu nennen die Rüsselretractoren. Es sind deren nicht, wie KEFERSTEIN angibt, 4, sondern nur 2 vorhanden. Diese gehen als breite Bänder in der Mitte des Rumpfes oder dicht dahinter oder davor zu beiden Seiten des Nervensystems, also auf der Ventralseite, aus der Längsmuskulatur der Körperwand hervor (Fig. 5 *ra*). Sie ziehen dann getrennt nach vorn, wobei sie allmählich den bandförmigen Charakter verlieren und einen mehr oder weniger kreisförmigen Querschnitt annehmen. Im Rüssel begleiten sie den Ösophagus, normalerweise auf dessen Ventralseite, und verschmelzen ganz vorn zu einem den Pharynx umgebenden Muskelring. Von jedem Retractor geht meist ein Mesenterium zum Ösophagus. Zuweilen fehlt das des einen Retractors, oder das Mesenterium ist in einzelne getrennte Streifen zerlegt. Beim Zurückziehen der Retractoren wird durch diese Bänder auch der Ösophagus mit zurückgenommen, so daß dieser auch bei eingestülpten Tieren einen geraden Verlauf nimmt. Nicht immer sind die Verhältnisse der Retractoren so, wie sie eben geschildert wurden. Bei einzelnen Exemplaren verliefen sie nicht vollständig voneinander getrennt bis zur ringförmigen Verschmelzung um den Pharynx, sondern sie waren vorher auf eine Strecke verschmolzen. In einem Falle zogen die Retractoren zuerst 2,3 mm getrennt von der Ursprungsstelle nach vorn, dann waren sie auf einer Strecke von 1 mm verschmolzen und trennten sich dann wieder bis zum Beginn des Pharynx.

Ein anderer Muskel, der von der Körperwand seinen Ausgang nimmt, ist der Spindelmuskel (Fig. 5 *spm*). Er hat anscheinend keinen einfachen konstanten Ursprung; er scheint vielmehr zu entstehen aus einigen der gleich zu besprechenden Befestiger des Enddarmes, die sich auf dessen Ventralseite zu einem stärkern Muskel vereinigen. Dieser verläuft eine kurze Strecke auf der Darmwand, löst sich dann von ihr ab und zieht als der freie Spindelmuskel durch die Darmspirale. An seinem hintern Ende ist er nicht an die Körperwand angeheftet, sondern teilt sich in einige Fäden auf, die zu den letzten Darmwindungen gehen. Auf seinem ganzen Verlaufe gibt er zahlreiche feine Fäden zu den Windungen der Spirale ab, die er auf diese Weise in ihrer Lage hält.

Die schon genannten Befestiger des Enddarmes sind Bindegewebsfäden, die rund um denselben entspringen und zur Körperwand hinziehen. Sie enthalten meist auch Muskelfasern (Fig. 11 *be*).

### Der Darmkanal.

Der Darmkanal nimmt den für Phascolosomen typischen Verlauf. Im vollständig ausgestreckten Zustand geht der Darm von der Mundöffnung gerade nach hinten bis in den vordern Teil des Rumpfes, wo dann der geradlinige Verlauf aufhört, indem sich der Darm zu einer Spirale aufrollt. Bei kontrahierten Tieren legt sich der sonst gerade Teil in eine einfache Schlinge. Die Spirale können wir uns ebenfalls als eine solche einfache Schlinge denken, deren beide Teile spiralog aufgerollt sind. Diese Aufrollung hat in folgender Weise stattgefunden. Der sich an den geraden Vorderdarm anschließende, nach hinten gerichtete Abschnitt des Darmes bildet 7—15 Windungen, die, bewegt man sich von vorn nach hinten, die Achse der Spirale in der Drehrichtung, die der Bewegung eines Uhrzeigers entgegengesetzt ist, umlaufen. Es wendet sich dann der Darm nach vorn um. Dieser nach vorn ziehende Teil macht innerhalb der eben beschriebenen Spirale ebensoviele oder mehr Spiralandwindungen, die aber, bewegen wir uns mit dem Darm von hinten nach vorn, eine Drehrichtung haben, die in demselben Sinne verläuft, wie die Uhrzeigerbewegung. So ist eine Doppelspirale entstanden. Von deren vorderm Ende zieht dann der Darm in einem mehr oder weniger kurzen Endabschnitt, der normalerweise auch fast gerade ist, nach der Afteröffnung. Festgehalten wird der Darm durch den Spindelmuskel und die von ihm ausgehenden Fäden.

Wie ANDREWS am Darmkanal von *Phascolosoma gouldii* 6 Abschnitte unterschieden hat, so läßt sich auch der Darm von *Petalostoma minutum* in 6 Abschnitte einteilen. ANDREWS nannte sie: pharynx, oesophagus, stomach, descending intestine, ascending intestine, rectum. Diese Benennung kann ich jedoch für *Petalostoma minutum* nicht beibehalten, besonders nicht die Ausdrücke absteigender und aufsteigender Darm, da diese keine natürlichen Abschnitte darstellen. (Dasselbe ist auch nach der Beschreibung von ANDREWS bei *Phasc. gouldii* der Fall.) Ich will überhaupt darauf verzichten, die 3 Abschnitte des Mitteldarmes besonders zu benennen, sondern ihnen den gemeinsamen Namen Mitteldarm lassen und daran 3 Abschnitte unterscheiden.

Als Pharynx kann man den vordersten Teil des Darmkanals bezeichnen, der bis wenig hinter das Hinterende des Gehirns reicht und sich durch verschiedene Merkmale von dem auf ihn folgenden Ösophagus unterscheidet. Er besitzt nämlich ein dickes Binde-

gewebe, das bei seinem Übergang in den Ösophagus aufhört; auch werden an dieser Stelle die Epithelzellen der Darmwand niedriger. In den Figg. 13, 14, 16 sind Quer- und Längsschnitte durch den Pharynx abgebildet. Die Zellen des Pharynxepithels sind sehr hoch und stoßen nur an ihren freien Enden zusammen. In der Mitte der Zelle liegt der große längliche Kern. Der basale Teil der Zellen ist meist dünn und zuweilen fadenförmig ausgezogen. Die freie Oberfläche der Epithelzellen trägt eine feine Cuticula, die von Poren durchbrochen ist. Diese sind die Austrittsstellen sehr zahlreicher Wimpern. Das Epithel hat anscheinend auch eine basale Membran wenigstens machte ein Teil meiner Schnitte einen solchen Eindruck. Darunter liegt ein Bindegewebe. Als Grundsubstanz findet sich auch hier wieder jene helle Masse, die ich oben S. 8 erwähnt habe. In ihr liegen Bindegewebszellen und nach verschiedenen Richtungen verlaufende Fasern.

Sowohl im Bindegewebe als auch im Epithel des Pharynx fallen kleine Zellen ins Auge, die durch ihre intensiver gefärbten Kerne und deren kreisrunde Gestalt ausgezeichnet sind (Fig. 7 *wz*). Sie finden sich auch in den Tentakeln. Ganz ähnliche Zellen hat WARD im Epithel der Tentakelfalte von *Sipunculus nudus* gefunden. Er hält sie für Wanderzellen, „migratory corpuscles“, welche aus dem Gefäß in die benachbarten Gewebe eingewandert sind. METALNIKOFF beschreibt ebenfalls Zellen, die sich in Eosin sehr stark färben, im Bindegewebe unterhalb des Tentakelepitheils. Auch er bezeichnet sie als Wanderzellen, hat sie jedoch nicht im Epithel selbst angetroffen. Über ihre Herkunft sagt er nichts. Bei der sehr reduzierten Ausbildung des Gefäßes bei *Petalostoma minutum*, in dem sich gar kein Inhalt feststellen ließ, ist es mir natürlich unmöglich zu entscheiden, woher diese Zellen stammen.

In das Bindegewebe des Pharynx sind eingelagert das Gefäß und das Gehirn.

Um das Bindegewebe herum findet sich eine dicke Lage von Längsmuskulatur, die entstanden ist durch die ringförmige Verwachsung der Retractoren. Diese Längsmuskellage wird vom Peritoneum überzogen.

Der Ösophagus ist der folgende Darmabschnitt, der bis zum Beginn der Spirale reicht. An der durch die oben erwähnten Merkmale bezeichneten Übergangsstelle des Pharynx in den Ösophagus beobachtete ich öfter eine Falte der dorsalen Wand, die anscheinend dazu bestimmt ist, den Ösophagus gegen den Pharynx abzuschließen



(Fig. 3 *df*). Das Epithel des Ösophagus besteht aus Zellen, welche niedriger sind als die Pharynxepithelzellen. Sie sind gleichfalls bewimpert, jedoch sind ihre Wimpern viel weniger deutlich wahrnehmbar, da sie wahrscheinlich feiner und kürzer sind. Unter dem Epithel findet sich kein Bindegewebe, sondern nur eine dünne Muskellage. Ihr liegt außen das Peritoneum auf. Diese Schichtenfolge, Epithel, Muskellage, Peritoneum, findet sich überhaupt im weitem Verlauf des Darmes.

Über die Befestigung des Ösophagus an den Retractoren siehe im Abschnitt Muskulatur.

Sobald der Darmkanal begonnen hat, die Spirale zu beschreiben, nimmt er ein anderes Aussehen an: es erweitert sich sein Lumen. Hier ist der Übergang des Ösophagus in den Mitteldarm. Dieser nimmt die Spirale ein und endigt kurz vor ihr, da, wo das letzte Stück des Darmkanals eine Aussackung, das unten zu beschreibende Diverticulum, zeigt. Von den 3 Abschnitten des Mitteldarmes nimmt der erste die 3—6 ersten Windungen der äußern Spirale ein. Er ist charakterisiert durch den Besitz von mehreren Längsstreifen, die bei manchen Exemplaren von außen wahrnehmbar sind. In einem Darmpräparat unter der Lupe sieht man sie bei durchfallendem Licht als dunkle Linien. Sie werden verursacht durch Wülste, welche von der Darmwand in das Darmlumen hineinragen. Diese Wülste werden gebildet aus sehr hohen Zellen. Letztere zeichnen sich durch ein Plasma aus, das Körnchen oder Bläschen enthält (Fig. 6). Ihr Kern ist groß und liegt meist nach dem Grunde der Zelle zu. Die Wülste sind nicht immer ganz deutlich zu verfolgen. Aber stets nimmt man in diesem Darmabschnitt Gruppen solcher hohen Zellen wahr, die über die benachbarten hervorragten. Dadurch bietet das Epithel der Darmwand ein sehr unregelmäßiges Aussehen. Von andern Bildungen, die dieser Darmabschnitt mit dem folgenden gemein hat, soll weiter unten die Rede sein.

Der zweite Abschnitt des Mitteldarmes nimmt die folgenden Windungen der äußern und noch einige Windungen der innern Spirale ein. Ein Unterschied in der Struktur seines der äußern Spirale angehörigen Teiles und des der innern Spirale ist nicht vorhanden. Nur wird die Dicke des zweiten Teiles allmählich geringer, keineswegs aber auch direkt an der Umbiegungsstelle des Darmes nach vorn, sondern mehr oder weniger nach vorn davon, so daß es vollkommen ausgeschlossen ist, die Umbiegungsstelle als Grenze zweier Darmabschnitte zu betrachten. Dieser zweite Mitteldarm-

abschnitt unterscheidet sich vom ersten hauptsächlich durch das Fehlen der für jenen so charakteristischen hohen Zellen. Seine Epithelzellen sind bedeutend niedriger; in dem Teil, welcher der äußern Spirale angehört, sind sie sogar meist flach. Sie haben ein körnchenfreies Plasma, einen großen Kern und tragen, wie an gut konservierten Präparaten zu beobachten ist, Cilien. Unter den Epithelzellen des vordern Teiles dieses Abschnitts bemerkt man einzelne, in denen um den Kern herum ein gegen das übrige Plasma scharf abgegrenzter Raum vorhanden ist, der zuweilen eine etwas hellere Farbe zeigt. Er ist bald klein, bald größer und reicht sogar oft bis an das freie Ende der Zelle (Fig. 9). In Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, beobachtet man am Ende dieses Raumes, das dem Darmlumen zugekehrt ist, eine Anzahl feiner, ganz dunkel gefärbter Körnchen (Fig. 9 k). Diese Zellen werden vermutlich Secretionszellen sein. In dem Teile dieses Darmabschnitts, der die hintern Windungen der innern Spirale beansprucht, sind die Epithelzellen meist wieder höher, was wohl damit zusammenhängt, daß hier das Darmlumen sich verengt hat.

Diesen beiden ersten Abschnitten des Mitteldarmes ist eine Bildung gemeinsam: die Wimpersäckchen (Fig. 3 *us*, Fig. 8). Es sind dies kleine, fingerförmige Ausstülpungen der Darmwand. Sie zeigen sich, sobald der Ösophagus in den Mitteldarm übergegangen ist, und sind im weitem Verlauf des Darms zu verfolgen auf die Windungen der innern Spirale hinauf. Sie sind jedoch nur auf den hintersten Windungen derselben vorhanden. Vorn am Mitteldarm sind sie unregelmäßig oder in mehreren Linien angeordnet, während sie weiter nach hinten unzweifelhaft in einer Längsreihe liegen. Jedesmal aber haben sie ihren Platz auf der Seite der Darmwindungen, die dem Spindelmuskel zugekehrt ist. Die Größe dieser Säckchen ist sehr wechselnd. Manche ragen nur wenig über die Darmwand hinaus, während andere  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  der Darmdicke darüber vorspringen. In ihrer Größe in bezug auf ihre Lage weiter vorn oder hinten am Darm konnte ich eine Regelmäßigkeit nicht feststellen. Die Wimpersäckchen finden sich sehr zahlreich; sie stehen in geringen Abständen voneinander. Bei einem großen Exemplar zählte ich im ganzen über 100 Stück.

Die Zellen der Wimpersäckchen unterscheiden sich immer von den umgebenden Darmepithelzellen. Im ersten Mitteldarmabschnitt sind die letztern höher als die erstern, und im zweiten Abschnitt ist das Umgekehrte der Fall. Die Zellen der Säckchen bilden ein

einschichtiges Epithel. Am Eingang sind sie stets etwas höher als am Grunde. Sie besitzen alle ein helles, körnchenfreies Plasma, einen großen Kern und auf der freien Oberfläche zahlreiche Wimperhaare, die im Leben eine fortwährende kreisförmige Bewegung des Inhalts der Säckchen hervorrufen.

Wimpernde Gruben, die nicht über die Darmwand vorspringen, fand ich bei *Petalostoma minutum* nicht.

Über die Bedeutung dieser Säckchen sowie ihr Vorkommen bei andern Arten siehe Abschnitt „Allgemeines“.

Den dritten Mitteldarmabschnitt bilden in der Hauptsache die vordern Windungen der innern Spirale. Sein Anfang liegt nicht an einer bestimmten Stelle, sondern auf einer Windung bald näher dem Ende der Spirale, bald weiter davon entfernt. Er ist markiert durch den Beginn einer Rinne, die diesen Darmabschnitt in seinem ganzen Verlauf kennzeichnet, und durch das Aufhören der Wimpersäckchen. Das Ende dieses Darmabschnittes wird bezeichnet durch eine sackförmige Ausstülpung des Darmes, ein Diverticulum. Dieses liegt mehr oder weniger weit vom After entfernt und hat eine geringe, aber wechselnde Größe. Das größte, das ich beobachtete, war 3—4mal so groß wie ein Wimpersäckchen, andere waren von geringerer Größe. An geeigneten Exemplaren habe ich dieses Diverticulum stets beobachtet; ob es auch fehlen kann, kann ich mit Bestimmtheit nicht sagen.

Die wimpernde Rinne wird gebildet von zwei in das Darmlumen vorspringenden Wülsten (Fig. 10 *uu*). Diese werden ihrerseits verursacht durch Verdickung des zwischen Darmepithel und Peritoneum liegenden Bindegewebes mit Muskeln. Die Zellen der Wandung der Rinne scheinen denselben Charakter zu haben wie die übrigen Epithelzellen dieses Abschnittes. Ob ihre Cilien etwas anders gestaltet oder häufiger sind, konnte ich nicht genau ermitteln. Oft waren diese aber nur in der Rinne erhalten, während sie am übrigen Epithel, wohl durch die Konservierung, zugrunde gegangen waren.

Die Rinne verläuft an ihrem analen Ende in das oben beschriebene Diverticulum, dessen Wandzellen ebenfalls mit Wimpern ausgestattet sind. An ihrem andern Ende verflacht sich die Rinne, so daß die Grenzstelle nicht genau anzugeben ist. Konnte ich auch einen Zusammenhang der Wimperrinne mit den Wimpersäcken der vorhergehenden Darmabschnitte nicht feststellen, so liegt doch die Vermutung nahe, daß ein solcher besteht. Dafür dürfte auch die



Tatsache sprechen, daß beide Bildungen auf der dem Spindelmuskel zugekehrten Seite der Darmwindungen liegen, so daß die Linie der Wimpersäckchen als eine streckenweise unterbrochene und aus dem Darminnern nach außen gedrängte Fortsetzung der Wimperrinne erscheint.

Das Rectum ist der kurze Endabschnitt des Darmkanals vom Diverticulum bis zum After. Er besitzt dickere Wände als der Mitteldarm, denn hier verlaufen in dem außerhalb des Epithels gelegenen Bindegewebe zahlreiche Muskelfasern. Diese sind vorzugsweise ringförmig angeordnet und wirken so wahrscheinlich als Preßmuskeln beim Entleeren des Kotes. Über die Art der Kotentleerung vermag ich nichts anzugeben, da ich niemals Kotmassen im Enddarm antraf. Das Lumen des Enddarmes erscheint auf Querschnitten sternförmig, indem die Wandung in mehrere Falten gelegt ist. Ausgekleidet ist es mit hohen bewimperten Zellen, die am After in die Epidermiszellen der Körperwand übergehen.

### Nervensystem.

Auch im Nervensystem zeigt *Petalostoma minutum* den Phascolomen-Typus: Ganz im Vorderende des Rüssels liegt auf der dorsalen Pharynxwand das Gehirn. Es sendet um den Pharynx 2 Commissuren, die zum Vorderende des Bauchstranges verschmelzen. Dieser zieht durch den ganzen Körper bis nahe an dessen Hinterende.

Der Bauchstrang liegt frei in der Leibeshöhle als ein nach allen Seiten leicht biegsamer Stab von fast kreisförmigem oder querelliptischem Querschnitt. Sein Durchmesser beträgt 0,1—0,2 mm. In unregelmäßiger Weise gibt er links und rechts Nerven ab. Diese entspringen seitlich etwas mehr dorsal und gehen zur Körperwand. Hier habe ich sie bis zur Ringmuskulatur verfolgen können. Ihren weiteren Verlauf sowie die peripheren Nerven zu untersuchen, war mein Objekt nicht geeignet. Ungefähr 1 mm vom Hinterende des Rumpfes hört der Bauchstrang auf, d. h. er teilt sich in 2—3 stärkere Nerven, die nicht seitlich, sondern mehr nach hinten verlaufen.

Die Struktur des Bauchstranges läßt sich am leichtesten auf Querschnitten ermitteln. Ein Querschnitt (Fig. 12) zeigt als äußere Umhüllung des Bauchstranges eine dünne Schicht, von der meist nur die Kerne, die über die sonstige Oberfläche hinausragen, erkennbar sind. Es ist das Peritoneum. Nach innen davon liegt eine Schicht von ebenfalls geringer Mächtigkeit. In ihr verlaufen Ring-

fasern von vermutlich bindegewebiger Natur, und hier und da trifft man einen kleinen Zellkern. Diese Schicht ist Bindegewebe, welches die innen gelegenen nervösen Teile des Bauchmarkes umhüllt. Darin eingelagert findet sich noch die Muskulatur des Bauchstranges. Im Rumpf ist ein aus wenigen Fasern bestehendes dorsales Längsmuskelbündel vorhanden. Gegen das Vorderende des Rumpfes treten noch 2 seitliche Bündel hinzu, die aber hier noch ganz schwach entwickelt sind. Im Rüssel dagegen erlangen sie eine bedeutendere Stärke, während das dorsale Bündel sehr schwach wird oder gar ganz verschwindet.

Der nervöse Teil des Bauchmarkes besteht aus einer dorsal gelagerten Fasermasse und einem unter der Fasermasse liegenden und diese rechts und links umfassenden Teil, den die Zellen einnehmen. Die Fasermasse zeigt folgende Struktur. Das Gerippe bildet gleichsam ein Netzwerk von Fasern, die von der Zellenmasse nach der dorsalen Begrenzung der Fasermasse ziehen, und solchen, die diese schräg kreuzen. Zwischen den Maschen dieses Netzes liegen in der Längsrichtung des Tieres verlaufende Fasern, die wahrscheinlich Nervenfasern sind. Auf Querschnitten sieht man, doch nicht immer deutlich, auf der Grenze zwischen Faser- und Zellenmasse eine Kontur, die es wahrscheinlich macht, daß hier eine Membran vorhanden ist. Diese erscheint an manchen Stellen durchbrochen von den Fasern, die von der Zellenmasse zur dorsalen Begrenzung der Fasermasse laufen. Feststellungen über die Natur der Fasern konnte ich nicht machen.

Die Zellen der Zellenmasse lassen im großen und ganzen nichts von den Zellkörpern erkennen, sondern ausschließlich die Kerne. Schon aus diesem Grunde eignet sich mein Objekt sehr wenig dazu, festzustellen, was Nerven- und was Stütz- oder Gliazellen sind, geschweige denn nähere Angaben zu machen über die Beschaffenheit der erstern und ihrer Fortsätze. Ich muß mich darauf beschränken, zu konstatieren, daß unter den Zellen gewisse, ununterbrochen durch die ganze Länge des Bauchstranges vorhandene, sich durch einen großen, ziemlich grobkörnigen Kern auszeichnen, in dem vielfach ein von einem hellen Hof umgebener Nucleolus liegt. In manchen Präparaten, namentlich in solchen von einem mit Alkohol konservierten Individuum, sind sie weniger deutlich, aber immerhin erkennbar; auch in den mit HERMANN'scher Flüssigkeit fixierten sind sie blasser gefärbt. Ihre Gestalt ist unregelmäßig. Sie liegen vorzugsweise auf der Ventralseite.

Die vom Bauchstrange abgehenden Seitennerven enthalten keine Kerne mehr, sondern bestehen lediglich aus Fasermasse, welche umkleidet ist von derselben Hülle wie der Bauchstrang selbst.

An seinem Vorderende teilt sich der Bauchstrang in 2 Stränge, die sich von der Ventralseite des Pharynx, an die der Bauchstrang vorn herangeraten ist, auf die Dorsalseite begeben, wo sie zum Gehirn hinführen.

Das Gehirn liegt dem Pharynx dorsal auf. [In dieser Region verbinden sich die Retractoren, die weiter nach hinten schon links und rechts mit der Pharynxwand verwachsen sind, auch unter sich dorsal und ventral vom Pharynx, so daß eine vollständige Längsmuskelschicht den Pharynx rings umgibt. Auf der dorsalen Seite ist diese Schicht aber nur sehr dünn, und sie schließt das Gehirn zwischen sich und Pharynx ein. Der Pharynxwand liegt das Gehirn jedoch nicht direkt auf, sondern dazwischen findet sich meist ein allerdings sehr schmaler Hohlraum, das rudimentäre Gefäß (Fig. 13 *gef.*) An das Vorderende des Gehirns reicht ein kurzer Kanal heran, der es mit der Körperoberfläche in unmittelbare Verbindung bringt (Fig. 13 *cebt.*)

Die Gestalt des Gehirns ist veränderlich. Sie ähnelt je nach verschiedenen Graden der Ausstülpung bald mehr einer Kugel, bald mehr einem Ellipsoid, dessen lange Achse in der Längsrichtung des Tieres verläuft. Auf Längsschnitten, die in ventraler Richtung durch das Vorderende eines eingestülpten Tieres geführt sind, liefert das Gehirn immer einen elliptischen Durchschnitt. Wie Querschnitte zeigen ist es dorsoventral abgeplattet.

Das Gehirn weist eine ähnliche Struktur auf wie der Bauchstrang. Es ist ebenfalls von einem dünnen Bindegewebe umkleidet, von dem meist nur die stark in die Länge gezogenen intensiv gefärbten Kerne zu erkennen sind. Die innerhalb der Bindegewebs-scheide gelegene Gehirnmasse besteht aus einem Faser- und einem Zellenteile. Ersterer liegt auf der ventralen Seite des Gehirns. Auf allen Seiten, ausgenommen die, welche dem Blutgefäß zugekehrt ist, wird er von der Zellenmasse umgeben.

In der Fasermasse sieht man in ihrem ventralen Teile die Fasern deutlich alle in zwei Richtungen verlaufen. Sie ziehen nach den beiden Commissuren. Auch auf der Dorsalseite sieht man so sich 2 Faserstränge bilden, welche die Zellenmasse durchbrechen und als Nerven aus dem Gehirn austreten, welche die dorsale Wand des obengenannten Verbindungskanals des Gehirns und der Körperober-



fläche und das weiter unten noch zu beschreibende Wimperkissen versorgen. Ein weiteres Paar solcher Gehirnnerven tritt noch auf der Vorderseite des Gehirns aus und versorgt sehr wahrscheinlich die ventrale Wand jenes Verbindungskanals und die Tentakel.

In der Zellenmasse lassen sich verschiedene Arten von Zellkernen nach Größe und Färbung unterscheiden, was auf das Vorhandensein verschiedenartiger Zellen schließen läßt. Von den Zellkörpern und deren Fortsätzen ist auch hier nicht viel zu sehen, so daß ich hierüber keine bestimmten Angaben zu machen imstande bin. Besonders auffallend finden sich hauptsächlich im hintern Teile des Gehirns große Kerne, die ein feineres, sich in Eisenhämatoxylin blasser färbendes Chromatin besitzen als die übrigen Kerne. Diese sind bedeutend kleiner und machen die Hauptmasse des zelligen Teiles des Gehirns aus.

Im Anschluß an die Beschreibung des Nervensystems muß ich 2 Organe betrachten, die aufs innigste mit dem Gehirn zusammenhängen: den Cerebraltubus und das Wimperkissen.

Als Cerebraltubus bezeichne ich jenen Kanal, der das Gehirn mit der Körperoberfläche in direkte Verbindung bringt. Leider bin ich nicht im Besitz von Schnitten, die den Cerebraltubus im Zustand normaler Ausstülpung günstig zeigen. Dagegen besitze ich Schnittserien, die den Cerebraltubus bei eingestülpten Tieren sehr gut erkennen lassen. Deswegen will ich das Organ so beschreiben, wie es sich in einer solchen Schnittserie durch den Rüssel eines eingestülpten Tieres präsentiert. Verfolgt man eine Querschnittserie von vorn nach hinten, so bemerkt man in der Übergangsregion der dorsalen Pharynxwand zur Wandung des Rüssels einen queren Spalt, der von einem einschichtigen Epithel umgeben ist. Dieses grenzt sich deutlich gegen das umgebende Gewebe ab (Fig. 14). Dieses Bild zeigt sich auf einer Reihe von Schnitten. Der Spalt ist der Querschnitt eines kurzen Kanals, der sich so bis an das Gehirn heran verfolgen läßt. Seine Länge beträgt ungefähr 0,1 mm. Je mehr man sich dem Gehirn nähert, desto größer wird die Ausdehnung des Spaltes in der Querrichtung. An seinem Grunde bemerkt man zuweilen, daß sich das Lumen etwas erweitert, besonders auf den beiden Seiten. Seitliche Verlängerungen des Kanals in das Gehirn hinein existieren aber nicht.

Die Epithelzellen dieses Cerebraltubus gehen ohne Grenze in die Zellen des Gehirns über, gleichwie sich die bindegewebige Umhüllung desselben direkt in die des Gehirns fortsetzt. Sehr deutlich zeigen dies auch die Längsschnitte, von denen einer in Fig. 13 dar-

gestellt ist. Das Epithel des Tubus besteht aus Zellen, welche meist höher als breit sind. Öfters sind ihre basalen Enden auseinandergetreten, und in Querschnitten bemerkt man zwischen ihnen einige Punkte, die Durchschnitte durch Nervenfasern sein dürften (Fig. 15). An ihrem freien Ende, wo sie zusammenstoßen, haben die Zellen anscheinend eine ganz feine Cuticula. Ob sie hier Cilien tragen, kann ich nach meinen Präparaten nicht sagen, da der Spalt nur ein ganz minimales Lumen hat.

Die hintere Partie des Kanals, die in das Gehirn übergeht, wird von diesem aus sehr reichlich mit Nerven versorgt. Es ist deshalb mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß der Teil des Kanals, der mit dem Gehirn zusammenstößt, ein Sinnesorgan darstellt. Denn gerade hier zeigen auch die Zellen, durch ihre stark in die Länge gezogenen Kernen, ein besonderes Aussehen.

An der dorsalen Wand des Cerebraltubus nimmt man an dessen vorderer Mündung wahr, daß hier ein Streifen des Epithels besonders ausgebildet ist. Dieser Streifen erstreckt sich von da bis zu der Stelle, wo die Mundpartie in die Rüsselwand übergeht. Er hebt sich deutlich gegen das umgebende Epithel ab, da seine Zellen bedeutend höher sind, so daß ein Wulst entsteht (Fig. 16 w). Während die aborale Seite des Mundwulstes, der die Tentakel trägt, sonst keine Bewimperung zeigt, ist dieser erhöhte Streifen deutlich mit Wimpern versehen. Man kann ihn deswegen als Wimperpolster bezeichnen.

Die direkte Verbindung des Gehirns mit der Oberfläche der Haut und das Wimperpolster sind schon bei andern größern Sipunculiden beobachtet und beschrieben worden. Bei *Sipunculus nudus* ist jene Verbindung ein langer Kanal. An seinem Grunde liegt nach den Beschreibungen von WARD und METALNIKOFF ein Sinnesorgan, das „Sinnesorgan des Gehirns“. Von einem Wimperpolster spricht keiner der beiden Autoren.

*Sipunculus gouldii* besitzt, wie ANDREWS angibt und abbildet, ebenfalls den Gehirnkanal. ANDREWS bezeichnet ihn als „a horizontal groove, which may be nearly obliterated in full expansion, except at its extreme lateral ends“. Ein Sinnesorgan, wie es am Grunde des Cerebraltubus von *Sipunculus nudus* vorhanden ist, erwähnt ANDREWS nicht. Dagegen beschreibt er 2 lange gebogene Kanäle, die vom Grunde des Kanals in das Gehirn hineingehen. Sehr wohl entwickelt ist bei *Sipunculus gouldii* das Wimperpolster. Es findet sich an derselben Stelle, wo wir es bei *Petalostoma* getroffen haben, zeigt aber einen sehr komplizierten Bau.

Eine ganz ähnliche Ausbildung besitzt der Cerebraltubus bei *Phymosoma varians*. Nach SHIPLEY's Angaben und Abbildungen ist auch hier das Gehirn mit der Oberfläche in Zusammenhang durch eine „groove“ oder, wie sie an anderer Stelle genannt wird, „deep depression“. Von ihr aus gehen auch 2 Kanäle in das Gehirn. Die Zellen am Innenende dieser Kanäle sind pigmentiert — sie bilden hier die gewöhnlich als Augen bezeichneten Organe —, während sich bei *Sipunculus gouldii* kein Pigment in diesen Zellen findet. Von dem andern Sinnesorgan am Grund des Cerebraltubus spricht auch SHIPLEY nicht, ebensowenig wie von einem Wimperpolster.

Das Vorhandensein eines Wimperpolsters ist für eine ganze Reihe von Phascolosomen und für *Physcosoma loveni* von THÉEL angegeben worden.

Bei *Petalostoma minutum* sind, wie ich nochmals kurz erwähnen will, der Cerebraltubus, mit großer Wahrscheinlichkeit auch das „Sinnesorgan des Gehirns“ an dessen Grund sowie das Wimperpolster vorhanden.

Vergleichen wir die Ausbildung von Cerebraltubus und Wimperpolster bei den 4 Formen *Sipunculus nudus*, *Sipunculus gouldii*, *Phymosoma varians* und *Petalostoma minutum*, so finden wir, daß der Cerebraltubus bei allen vorhanden ist. Das Sinnesorgan an seinem Grunde ist vorhanden bei *Sipunculus nudus* und *Petalostoma minutum*; daß es bei letzterer Form nicht so ausgeprägt ist, erklärt sich wohl aus der geringen Größe des Tieres. Ob das Sinnesorgan bei den beiden andern Formen fehlt? Mir will scheinen, als hätten ANDREWS und SHIPLEY ihre Aufmerksamkeit weniger auf den Cerebraltubus als vielmehr auf die „Augen“ gerichtet. Letztere fehlen bei *Sipunculus nudus* und *Petalostoma minutum*. Wenn auch bei *Sipunculus nudus* und *Phymosoma varians* das Wimperpolster nicht als vorhanden beschrieben ist, so scheint diesem Organ doch, wenn wir noch die Beobachtungen THÉEL's mit berücksichtigen, eine weite Verbreitung zuzukommen.

Hier will ich nicht versäumen, auf eine Frage der Terminologie einzugehen. Ich habe bei *Petalostoma minutum* den Verbindungskanal des Gehirns mit der Hautoberfläche Cerebraltubus<sup>1)</sup> genannt

---

1) HÉRUBEL nennt in seinen „Recherches sur les Géphyriens“, 1907, p. 281 ff. die zu den Augen führenden Kanäle „tubes cérébraux“ und das, was ich Cerebraltubus genannt habe, „hypophyse“.



und schlage vor, diesen Namen für das Organ allgemein zu verwenden, da es bald als „Kanal“, bald als „groove“ oder „depression“ in der Literatur erscheint. Die Bezeichnung „Cerebraltubus“ habe ich gewählt im Anschluß an die Benennung einer ähnlichen Bildung bei andern Tiergruppen (Mollusken usw.).

### Tentakel.

*Petalostoma minutum* besitzt keine echten Tentakel. Das Tentakelsystem ist nur vertreten durch einige Erhebungen der vordern Mundpartie. Von diesen sind die beiden dorsalen bedeutend größer als die andern. Sie sind, wie KEFERSTEIN schon angegeben hat, blattförmig und solid. Alle diese Tentakelstümpfe zeigen denselben Bau. Das Epithel ist dasselbe, wie es für den Pharynx beschrieben wurde; jedoch tragen die Zellen auf der der Mundöffnung abgewandten Seite, wie die Zellen der aboralen Seite der ganzen Mundpartie überhaupt, keine Cilien. Unterhalb des Epithels liegt Bindegewebe. Von Hohlräumen in diesem ist nichts zu bemerken.

### Gefäß.

Zwischen Gehirn und Pharynxwand liegt ein sehr enger Hohlraum, den ich, ohne auf seine Natur einzugehen, mit der Mehrzahl der Autoren als Gefäß bezeichnen will. Nicht überall konnte er mit Deutlichkeit festgestellt werden. Wo er vorhanden war, war er meist vom Beginn des Ösophagus bis zum Vorderende des Gehirns zu verfolgen. Eine Fortsetzung auf den Ösophagus, wie er sich bei andern Formen findet, ist nicht vorhanden.

Die gleichzeitige geringe Ausbildung des Tentakel- und Gefäßsystems machen es sehr wahrscheinlich, daß zwischen ihnen ein inniger Zusammenhang besteht.

### Die Leibeshöhle.

Die geräumige Leibeshöhle ist ausgekleidet vom Peritoneum. Dieses ist gewöhnlich sehr dünn, und man sieht davon nur die flachen Kerne. Ein Teil der Peritonealzellen hat jedoch ein anderes Aussehen; man nimmt auch etwas vom Zellkörper wahr, und dieser trägt lange Wimpern, die im Leben die Leibeshöhlenflüssigkeit in Bewegung halten. Beobachtet man ein lebendes Tier, so kann man wahrnehmen, daß sich die Flüssigkeit in stürmischer Bewegung befindet. Man überzeugt sich leicht davon, daß diese durch die Wimpern hervorgerufen wird. Neben den Wimperzellen treten auch

noch andere Zellen über das Niveau des übrigen Peritoneums hervor. Sie sind rund, haben einen kugelrunden Kern und wenig sich leicht färbendes Protoplasma. Man kann sie besonders gegen das Hinterende des Körpers öfters beobachten. Diese Zellen lösen sich vom Peritoneum ab und liefern einen Teil der Blutzellen.

Die Leibeshöhle ist erfüllt von der Leibeshöhlenflüssigkeit, in der zahlreiche feste Bestandteile umherschwimmen. Diese sind 2 Arten von Blutkörperchen und die verschiedenen Entwicklungsstadien von Geschlechtszellen. Die eine Art von Blutkörperchen ist sehr zahlreich vertreten. Sie sind kreisrund oder oval gestaltet und zeigen wechselnde Größe (Fig. 18c). Ihr Plasma ist hell und färbt sich mit Plasmafarbstoffen nicht ganz leicht. Fast zentral liegt ein großer Kern. Außer diesem enthält die Zelle noch ein festes Körperchen, das bei Beobachtung lebender Zellen sofort durch seine starke Lichtbrechung in die Augen fällt. Diese Art von Blutkörperchen dürfte den roten Blutkörperchen bei *Sipunculus* (METALNIKOFF) entsprechen. Die zweite Art ist nicht so häufig, durchweg kleiner, wechselt aber auch sehr in der Größe (Fig. 18a, b). Die Gestalt ist unregelmäßig, denn sie sind amöboid. Die kleinsten haben dasselbe Aussehen wie die runden Peritonealzellen. Es ist keine Frage, daß sie nichts anderes als solch abgelöste Peritonealzellen sind. Manche der Peritonealzellen hängen nämlich nur noch mit einem Faden an der Körperwand, wobei sie eine birnförmige Gestalt angenommen haben. Diese Gestalt kann man auch bei einzelnen frei schwimmenden amöboiden Blutkörperchen noch wahrnehmen. Diese entstehen also an der Leibeswand. In der Blutflüssigkeit nehmen sie allerhand Stoffe in sich auf, wobei sie wachsen. Man sieht zuweilen, daß solche Zellen vollständig mit Körnchen angefüllt sind, während der Kern ganz zur Seite gerückt ist (Fig. 18a).

In den meisten der von mir untersuchten Individuen fand sich in der Leibeshöhlenflüssigkeit ein Klumpen, der sich erwies als eine Anhäufung von Hunderten solcher phagocytärer Zellen. Eine Ursache für die Anhäufung vermochte ich nicht aufzufinden.

Von Urnen oder ähnlichen Gebilden habe ich in der Blutflüssigkeit von *Petalostoma* nichts gefunden.

### Geschlechtsorgan.

Das Geschlechtsorgan liegt wie bei allen Sipunculiden, von denen es bis jetzt nachgewiesen ist, an der Stelle, wo die Retractoren an der Körperwand entspringen. Es ist gleichsam eine

Wucherung des Peritoneums in Gestalt eines Bandes, welches in die Leibeshöhle hineinragt. Es zieht zwischen Bauchstrang und Körperwand hindurch. An der Anheftungsstelle ist das Band am dünnsten und einschichtig, während es nach dem freien Ende hin dicker wird und sich erst aus 2, dann 3, ja 4 Schichten aufbaut (Fig. 21). Auch histologisch sind Anheftungsstelle und freies Ende unterschieden. Direkt an der Anheftungsstelle finden sich kleine Zellen, die sich kaum von den Zellen des Peritoneums unterscheiden. Ein wenig weiter nach dem freien Rand zu folgen größere Zellen, Geschlechtszellen, die gegen die Leibeshöhle von unverändert gebliebenen Peritonealzellen abgeschlossen sind. Die Geschlechtszellen besitzen alle deutlich wahrnehmbare Zellgrenzen, ein helles Plasma und einen großen Kern mit meist sehr lockerm Chromatin. Des öftern beobachtete ich an den Kernen Stadien der Teilung: es ist mir jedoch nicht gelungen, den Vorgang der Kernteilung genau zu verfolgen. Die Größe der Geschlechtszellen nimmt zu, je weiter man sich von der Anheftungsstelle entfernt. Die Größe der am äußern Ende gelegenen, zum Ablösen bereiten Eizellen beträgt im Durchschnitt 0,07 mm.

Bisweilen trifft man zwischen den Geschlechtszellen Gruppen kleinerer Zellen mit kleinem Kern, dessen Chromatin ganz dicht ist (Fig. 5 u. 21 sz). Es sind weder ursprüngliche, unveränderte Zellen, wie sie an der Anheftungsstelle vorhanden sind, noch Geschlechtszellen wie die übrigen. Wenn ich seither von Geschlechtszellen gesprochen habe, so bezieht sich dies stets auf Eizellen, denn alle untersuchten Geschlechtsorgane mit einer gleich zu besprechenden Ausnahme lieferten Eier. Die zwischen den Eizellen sich findenden Gruppen anders gearteter Zellen machten ganz den Eindruck, als wären diese Zellen männliche Geschlechtszellen. Sie ähneln sehr den frei in der Leibeshöhle umhertreibenden männlichen Zellen. Das Geschlechtsorgan wäre dann eine Zwitterdrüse.

In dem einen bereits erwähnten Fall zeigte das ganze Geschlechtsorgan ein ungewöhnliches Aussehen: es war bedeutend größer als bei allen andern Exemplaren, und am freien Rande fehlten die großen Zellen, die sofort als Eizellen zu erkennen sind. In der Leibeshöhle aber fanden sich große reife Eier und reife Spermatozoen, während kleinere Eizellen, wie sie sich sonst vom Geschlechtsorgan ablösen, nicht anzutreffen waren. Das ganze Organ machte den Eindruck, als ob es männliche Zellen produziere.

Vom äußern freien Rande des Geschlechtsorgans lösen sich die



Geschlechtszellen ab und treiben in der Leibeshöhle umher. Sie vollenden dabei ihre Entwicklung. Das junge, eben frei gewordene Ei zeigt einen großen Kern und ein helles Plasma, das noch wenig Dotter enthält. Umgeben ist es von einer zelligen Hülle, die sich vom Geschlechtsorgan mit abgelöst hat (Fig. 20a). Das Ei wächst nun, verliert seine Hülle, und das Plasma häuft immer mehr Dotter an. Inzwischen ist auch eine andere Hülle aufgetreten. Man sieht jetzt um das dotterreiche Plasma eine ziemlich dicke homogene Haut, welche von zahlreichen Poren durchsetzt ist (Fig. 20b). Die Eier wachsen so zu einer im Verhältnis zur geringen Größe des Tieres sehr bedeutenden Größe an; die größten messen 0,28 mm im Durchmesser. Die Zahl der reifen Eier ist nicht gering. In großen Tieren zählte ich über 50 derselben. Die Eier finden sich nicht in Klumpen, sondern treiben einzeln in der Leibeshöhle umher.

Auch die männlichen Geschlechtszellen trifft man in verschiedenen Entwicklungsstadien in der Leibeshöhlenflüssigkeit treibend an. Sie lösen sich in Gruppen zu 4—10 Zellen vom Geschlechtsorgan ab. Wie Fig. 19a zeigt, haben die frei gewordenen Zellen einen großen runden Kern mit dichtem Chromatin, der nur von wenig Plasma umgeben ist. Durch Teilung gehen diese Zellen über in das folgende Stadium, wie es in Fig. 19b dargestellt ist. Die Zellen dieses Stadiums wandeln sich dann um in die Spermatozoen (Fig. 19c). Letztere trifft man meist in großen Haufen, aber sie schwimmen auch einzeln umher.

*Petalostoma minutum* zeigt also die auffallende Erscheinung des Hermaphroditismus, der seither bei Sipunculiden noch nicht beobachtet worden ist. Schon die Untersuchung des ursprünglich vorhandenen konservierten Materials hatte vermuten lassen, daß beiderlei Geschlechtselemente vorhanden seien, aber erst die Untersuchung lebender Tiere ergab mit Sicherheit das Vorhandensein reifer, bewegungsfähiger Spermatozoen neben reifen Eiern. Damit war der Beweis für die Zwitterigkeit sicher geliefert. Es handelt sich nun nur noch um die Frage, wo beiderlei Geschlechtsprodukte entstehen. Wie oben gesagt, lösten sich in den Geschlechtsorganen aller untersuchten Tiere (bis auf 1) immer Eier ab. Das Geschlechtsorgan funktioniert also stets als Ovar. Ein männliches Organ habe ich aber an einer andern Stelle des Körpers nie gefunden. Es ist also nur denkbar, daß das vorhandene Geschlechtsorgan eine Zwitterdrüse ist. Dafür spricht ja auch das Vorhandensein jener anders

gearteten Zellengruppen zwischen den Eizellen, die ich für nichts anderes als männliche Geschlechtszellen halten kann. In zwei Fällen lagen nämlich diese Zellen am freien Rande des Geschlechtsorgans und schickten sich an, sich abzulösen; dabei ähnelten sie sehr den großen frei umhertreibenden männlichen Zellen.

Das eine abweichend sich verhaltende Geschlechtsorgan halte ich für ein solches, in dem die Tendenz, männliche Zellen zu produzieren, herrschend geworden ist, während früher, nach den frei sich vorfindenden reifen Eiern zu urteilen, es auch als Ovar funktioniert haben muß.

### Segmentalorgane.

Die beiden Segmentalorgane liegen als sackförmige Gebilde im vordern Teile des Rumpfes. Sie sind in der Nähe des Afters auf beiden Seiden des Körpers angeheftet; ihre äußern Mündungen liegen ein wenig hinter der Afteröffnung. Das Segmentalorgan besteht aus einem Sacke, der an seiner Anheftungsstelle einen Kanal durch die Körperwand nach außen sendet, während ein zweiter Kanal, der dicht vor dem ersten verläuft und an seinem vordern Ende den „Wimpertrichter“ bildet, sein Lumen mit der Leibeshöhle verbindet.

Der Sack hat ein sich nach dem hintern Ende nur wenig verengerndes Lumen. Seine Wand besteht aus einer Epithellage, die den Hohlraum auskleidet, und einer dünnen Muskelschicht, welche außen vom Peritoneum überzogen ist. Die Epithelzellen sind von verschiedenem Aussehen: teils sind sie niedrig, teils sehr hoch. Ihr Plasma enthält zahlreiche Körnchen; der Kern ist meist vom Grunde abgerückt. In den höhern Zellen (Fig. 23) ist der Teil, der am freien Ende liegt, von Körnchen frei. Manche Zellen machen den Eindruck, als ob hier eine Vacuole vorhanden wäre. Diese hohen Zellen finden sich vorwiegend im hintern Teile des Organs, jedoch nicht ausschließlich; sie wechseln ab mit Partien niederer Zellen. Im vordern Abschnitt beobachtet man, daß die Epithelzellen niedriger sind und zuweilen auch keine Körnchen mehr enthalten. Eine Unterscheidung in einen hintern secernierenden und einen vordern nicht secernierenden Teil läßt sich daraufhin aber nicht ausführen. Einen Inhalt habe ich im Sacke nicht angetroffen. Nur einmal lagen einige Epithelzellen im Hohlraume. Ob sie sich im Verlaufe des Secretionsprozesses oder durch irgendeinen Umstand bei Herstellung der Präparate losgelöst haben, vermag ich nicht zu sagen.

In der Muskelschicht des Sackes lassen sich deutlich Längs- und Ringmuskelfasern unterscheiden.

Dem Sacke ist vorn aufgesetzt eine Hautfalte. Sie umgreift eine gleich zu beschreibende Verdickung der Körperwand; zu beiden Seiten dieser Verdickung verwächst die Falte mit der Körperwand. Die Verdickung wird so von der Hautfalte gleichsam wie von einem Kragen umgeben. Es entsteht auf diese Weise der Kanal, der das Lumen des Sackes mit der Leibeshöhle verbindet, der Wimpertrichter. Sein vorderes Ende ist das Nephrostom, während das hintere in das Innere des Sackes führt. Der Trichter ist ausgekleidet mit wimpernden Zellen.

Die eben genannte Verdickung der Körperwand bildet gleichzeitig die vordere Wand des Ausführungskanals des Segmentalorgans; sie scheidet also die beiden Kanäle des Organs. Die Epithelzellen des Ausführungskanals sind wimperlos. Sie tragen am freien Ende eine feine Cuticula und gehen an der äußern Öffnung in die Epidermiszellen der Körperwand über.

Bemerken will ich noch, daß ich im Segmentalorgan, das ja auch zur Ausführung der Geschlechtsprodukte dient, nur ein einziges Mal ein einzelnes Ei gefunden habe, niemals Spermien.

## 2. *Phascolosoma sabellariae* THÉEL.

*Phascolosoma sabellariae* wurde von THÉEL 1905 als neue Species aufgestellt. Er gibt von ihm kurz folgende Beschreibung: Die Gesamtlänge beträgt bei den größten Exemplaren 15 mm. Der Rumpf ist zylindrisch, hinten und vorn etwas verschmälert, und erreicht nicht  $\frac{2}{3}$  der Gesamtlänge des Tieres, ist aber bedeutend länger als die Hälfte. Die Haut ist durchscheinend, zart und ohne Papillen, die Hautdrüsen erheben sich gar nicht oder nur sehr wenig über die übrige Oberfläche des Körpers. Haken fehlen gewöhnlich, aber in einzelnen Fällen sind sie vorhanden. Eigentliche Tentakel sind nicht vorhanden. An ihrer Stelle erheben sich auf dem Mundwulste einige kleine unregelmäßige, gerundete Erhöhungen, von denen die beiden dorsalen etwas größer sind. Ein kontraktiles Gefäß wurde nicht beobachtet; seine Existenz ist damit aber nicht ausgeschlossen. Das Tier besitzt 2 mit ihren Wurzeln den Bauchstrang umfassende ventrale Retractoren, welche sich etwa in der Mitte des Rumpfes an die Körperwand anheften. Die Anheftungsstelle hat eine veränderliche Lage. Sie befindet sich öfter auch weiter nach hinten gegen das hintere Rumpfdrittel zu. Die Retractoren sind



vorn verwachsen und hinten getrennt. Der verwachsene Teil ist länger als die freien Abschnitte. Der Darmkanal bildet eine Spirale, die ungefähr aus 13 doppelten Windungen besteht und hinten nicht angeheftet ist. Die äußere Oberfläche der Darmwindungen trägt eine Anzahl Säckchen. Der Ösophagus begleitet die Retractoren bis zu deren Trennungsstelle. Der Bauchstrang endet hinten mit einer kleinen Anschwellung. Es sind 2 freie Segmentalorgane vorhanden. Die Leibeshöhle ist immer mit Eiern in allen Entwicklungsstadien angefüllt.

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. THÉEL war es mir möglich, einige seiner typischen Exemplare mikroskopisch-anatomisch zu untersuchen. Wenn auch der Erhaltungszustand nicht derart war, daß feine histologische Studien daran gemacht werden konnten, so ist meine Untersuchung doch dazu angetan, die Beschreibung des Tieres in einigen Punkten zu ergänzen.

Gleich im Anfang zeigte sich, daß *Phascolosoma sabellariae* sehr weitgehend mit dem von mir untersuchten *Petalostoma minutum* übereinstimmte, und es drängte sich mir der Gedanke auf, daß beides sehr nahe verwandte Formen oder gar dieselbe Art seien. Wegen dieser Übereinstimmung in der Organisation kann ich mich bei der folgenden Darstellung kürzer fassen und mich auf manches bei *Petalostoma minutum* Gesagte beziehen.

In bezug auf die Größe des Tieres, die äußere Erscheinung und die Beschaffenheit der Körperoberfläche habe ich den Beobachtungen THÉEL's nichts Neues hinzuzufügen. Nur möchte ich bemerken, daß man auch hier die kleinen Erhebungen der Cuticula, die zuweilen an der Ausmündungsstelle eines Hautorgans vorhanden sind (Fig. 27), doch wohl als kleine Papillen bezeichnen kann, um damit anzuzeigen, daß ein Unterschied zwischen ihnen und den Papillen von *Phascolosoma improvisum* im Grunde nicht besteht (siehe dazu den Abschnitt: *Phascolosoma improvisum*).

Die Körperwand ist sehr durchsichtig und dünn, etwas dünner als bei *Petalostoma minutum*. Allerdings befanden sich die untersuchten Exemplare im Zustande starker Streckung, wodurch vielleicht die geringere Dicke zum Teil zu erklären ist. Die Körperwand ist genau wie bei jener Form aufgebaut aus Cuticula, einschichtiger Epidermis, Ring- und Längsmuskulatur (Fig. 26). Der Bau der Cuticula und der Epidermis ist der bei *Petalostoma minutum* beschriebene. Auch die Hautorgane zeigen keinerlei Abweichung. Die Muskelschichten verhalten sich im wesentlichen ebenfalls, wie bei

*Petalostoma minutum* geschildert, nur die Längsmuskulatur bietet einen etwas andern Anblick dar. Bei *Petalostoma minutum* liegen in dieser Schicht die Muskelfasern dicht nebeneinander, während hier große Zwischenräume zwischen ihnen sind. Vermutlich hat die starke Streckung des Tieres dieses Aussehen verursacht, da in dem weniger gestreckten Hinterende die Fasern dichter beieinander liegen.

Der Darmkanal nimmt denselben Verlauf, wie ich ihn für *Petalostoma minutum* geschildert habe. Fig. 25 läßt denselben erkennen. Der Erhaltungszustand der Darmwände gestattete mir zwar nicht, Bestimmtes über den histologischen Bau der einzelnen Darmabschnitte zu ermitteln, soviel läßt sich jedoch erkennen, daß man mit einiger Sicherheit sagen kann, auch *Phascolosoma sabellariae* besitze einen in dieselben 6 Abschnitte einzuteilenden Darmkanal wie *Petalostoma minutum*. Besonders die Differenzierung des Mitteldarmes in 3 Abschnitte und die Endigung der Wimperrinne in einem Diverticulum waren deutlich zu beobachten.

Auch in der Ausbildung und im histologischen Bau des Nervensystems, soweit ich letztern verfolgen konnte, waren keine Unterschiede gegen *Petalostoma minutum* zu finden. Der Bauchstrang endigt vor dem Hinterrande des Rumpfes, indem er sich in Nerven aufteilt, die hintere Anschwellung dagegen, die THÉEL angibt, ist kaum wahrzunehmen. Die Seitennerven gehen in unregelmäßiger Weise ab, und 2 Commissuren ziehen zum dorsal vom Pharynx gelegenen Gehirn. Dieses hat einen Cerabraltubus genau wie *Petalostoma minutum*, und vor demselben läßt sich ebenfalls ein Wimperkissen erkennen.

Ein rudimentäres Gefäß besitzt *Phascolosoma sabellariae* auch, es liegt als schmaler Hohlraum zwischen Gehirn und Pharynx.

Die Leibeshöhle ist erfüllt mit der Blutflüssigkeit, in der sich 2 Arten Blutkörperchen und Geschlechtsprodukte umhertreibend vorfinden.

An der Anheftungsstelle der Retractoren an die Körperwand liegt das Geschlechtsorgan. Es zieht als Band, das nach dem freien Ende dicker wird, wie bei *Petalostoma minutum*, ventral vom Nervensystem her. Auch hier lösen sich am freien Rande verhältnismäßig große Eizellen ab, doch finden sich auch die Zellengruppen wieder, die ich bei *Petalostoma minutum* als vermutlich männliche bezeichnet habe. Die verschiedenen Entwicklungsstadien von beiderlei Geschlechtszellen treiben genau so in der Leibeshöhle umher, wie es bei *Peta-*

*lostoma minutum* beschrieben wurde. *Phascolosoma sabellariae* ist also ebenfalls ein Zwitter.

Die beiden seitlich dicht hinter der Afteröffnung mündenden Segmentalorgane stimmen in Form und sonstigen Verhältnissen genau überein mit den Organen von *Petalostoma minutum*. Sack, Wimpertrichter und äußerer Ausführungsgang haben dieselbe gegenseitige Lage; auch ihre epitheliale Auskleidung ist dieselbe wie dort.

In bezug auf die Rüsselretractoren hat THÉEL ja ausführlichere Angaben gemacht, besonders über die Lage der Ansatzstelle und die Verwachsung der beiden Retractoren. Bei der Untersuchung eines in Querschnitte zerlegten Exemplars ergab sich, daß die Verwachsung nicht so war, wie sie THÉEL schildert. Nach ihm sind die Retractoren vorn miteinander verschmolzen, während sie hinten getrennt verlaufen. Die Länge des verwachsenen Teiles soll dabei größer sein als die des getrennten Verlaufes. In dem genannten Exemplar setzten die Retractoren etwa in der Mitte des Rumpfes an, verliefen getrennt, bis sie etwa  $\frac{2}{5}$  der Gesamtlänge erreicht hatten. Dann waren sie eine kurze Strecke verschmolzen, die etwa das folgende Fünftel ausmachte, um sich dann wieder zu trennen und erst ganz im Vorderende wieder um den Darmkanal herum zu verwachsen. Allerdings lagen die beiden Retractoren in diesen beiden letzten Fünfteln sehr dicht beieinander, so daß es, hätte man das Tier in toto betrachtet, hätte aussehen können, als seien sie verschmolzen. Ich glaube, daß auch die von THÉEL untersuchten Tiere nicht alle im ganzen vordern Teile verwachsene Retractoren besaßen, sondern daß bei einer nur systematischen Zwecken dienenden Untersuchung die Trennung nicht gesehen wurde.

### 3. *Phascolosoma improvisum* THÉEL.

Gewisse Individuen einer *Phascolosoma*-Art, die er zusammen mit *Phascolosoma sabellariae* an dem gleichen Fundorte wie diese (Westküste von Schweden: Elleskär) gefunden, hat THÉEL als Vertreter einer neuen Art unter dem Namen *Phascolosoma improvisum* beschrieben. Beide Arten sollen sich hauptsächlich durch die Anwesenheit oder Abwesenheit von Haken und Papillen unterscheiden, indem bei *improvisum* immer ein Kranz von Haken zugegen und am Hinterende des Rumpfes und am Rüssel deutlich Papillen vorhanden waren. Die übrigen Merkmale stimmen im wesentlichen mit *Phascolosoma sabellariae* überein. Die Retractoren variieren stark. Am Schlusse erwähnt THÉEL, er habe kein einziges Exemplar von *improvisum*



mit Eiern in der Leibeshöhle gefunden, und es sei daher nicht unwahrscheinlich, wenn auch keineswegs bewiesen, daß *Ph. sabellariae* und *improvisum* verschiedene Geschlechter derselben Art darstellten.

Ich bin in der Lage gewesen, gewisse von Herrn Prof. THÉEL zusammen mit *Ph. sabellariae* erhaltene Exemplare zu untersuchen, welche ich nach den von THÉEL angegebenen Merkmalen als *improvisum* von den übrigen *sabellariae*-Exemplaren ausschied. Die mikroskopisch-anatomische Untersuchung ergab eine fast vollständige Übereinstimmung mit *Ph. sabellariae*, so daß ich darauf verzichte, den Körperbau nochmals vollständig zu beschreiben; ich will im folgenden nur die Punkte besprechen, in denen Unterschiede vorhanden waren.

*Phascolosoma improvisum* besitzt am Rüssel und am Hinterende des Rumpfes verhältnismäßig große, unter der Lupe sehr deutlich wahrnehmbare Papillen (Fig. 28). Neben diesen finden sich kleinere und sehr kleine Erhebungen der Cuticula, ähnlich, wie dies bei *Ph. sabellariae* der Fall ist. Sie stimmen auch mit den bei jener Form sich findenden im Bau vollkommen überein. Auch die größern Papillen sind nur Bildungen der Cuticula, während der Drüsenkörper wie sonst in der Haut gelegen ist. Sie können deshalb auch nicht als echte Hautpapillen betrachtet werden. Wir haben also in den großen Papillen gar nichts anderes vor uns als in den kleinern; zwischen ihnen sind bei *Ph. improvisum* auch alle Übergänge vorhanden. Der Besitz oder Mangel von etwas größern Papillen kann also als ein bedeutender Unterschied zwischen dieser Form und *Ph. sabellariae* nicht gelten.

Über die Haken von *Ph. improvisum* hat THÉEL eingehendere Beobachtungen gemacht. Sie sind stets vorhanden und in unregelmäßiger Weise am Rüssel angeordnet. Ihre Form ist dreieckig; an der Spitze sind sie ein wenig gekrümmt. Auch die Anwesenheit der Haken ist kein gutes Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiden genannten Formen, denn bei *Ph. sabellariae* finden sich ebenfalls, wenn auch vereinzelt, Individuen, welche Haken tragen. Es fehlt ja auch sonst unter den Sipunculiden nicht an Beispielen, wo das Fehlen von Haken bei einzelnen Individuen angetroffen wird.

Das Verhältnis des Rüssels zum Rumpfe soll bei *Ph. improvisum* etwas anders sein als bei *Ph. sabellariae*. THÉEL gibt aber selbst an, daß dies schwierig genau zu bestimmen sei. Er sagt, es scheine so, als ob der Rüssel bei *Ph. improvisum* etwas länger sei als bei *Ph. sabellariae*, daß er in einigen Fällen, was aber auf den Streckungs-

zustand zurückgeführt werden könne, ebenso lang sei wie der Rumpf oder gar noch länger.

Die Retractoren zeigen bei *Ph. improvisum* ein interessantes Verhalten. Sie hat deswegen THÉEL einer eingehenden Untersuchung gewürdigt. Zunächst ist die Lage der Ansatzstelle an der Körperwand sehr variabel. Sie wechselt zwischen der Region dicht hinter dem After und der Nähe des Hinterendes des Rumpfes. Weiter ist die Länge der Verwachsung sehr verschieden; es sollen die Retractoren meist mehr verwachsen sein als bei *Ph. sabellariae*. THÉEL hat Fälle beobachtet, wo sie beinahe ganz in einen Retractor verschmolzen waren. Auch hier muß ich dasselbe sagen wie bei *Ph. sabellariae*, daß ich die Retractoren im Rüssel eine Strecke, die allerdings hier nur kurz war, getrennt voneinander fand. Eine weitere interessante Beobachtung hat THÉEL an den Retractoren von *Ph. improvisum* gemacht, nämlich daß der eine davon fehlen kann, und zwar wurde dies in einer nicht unerheblichen Anzahl von Fällen konstatiert. Aus allem diesem kommt THÉEL zum Schluß, daß die Retractoren kein brauchbares Unterscheidungsmerkmal der Arten abgeben können.

Hinsichtlich der Geschlechtsverhältnisse von *Ph. improvisum* hat THÉEL angegeben, daß er niemals Eier in der Leibeshöhle beobachtet habe. Obgleich er auch nie reife Spermatozoen gefunden hat, so hat ihn diese Tatsache sowie die sonstige Übereinstimmung von *Ph. improvisum* mit *sabellariae* und ihr gemeinsames Vorkommen vermuten lassen, daß beide Formen die verschiedenen Geschlechter einer Art seien. Die mikroskopisch-anatomische Untersuchung zweier Exemplare ergab, daß das eine kleine freie Eier in der Leibeshöhle, aber kein Geschlechtsorgan besaß, das andere hingegen keinerlei freie Geschlechtsprodukte, wohl aber ein sehr schwach entwickeltes Geschlechtsorgan aufwies, an dem der Geschlechtscharakter nicht festzustellen war. Die Vermutung THÉEL's, daß *Ph. improvisum* die männliche Form, *Ph. sabellariae* die weibliche derselben Species sei, hat sich also nicht bestätigt.

Trotzdem kann ich den Gedanken nicht von der Hand weisen, daß beide Formen eine Species sind. Ich neige nämlich zur Ansicht, daß die als *improvisum* beschriebenen Individuen solche Exemplare von *Ph. sabellariae* sein dürften, bei denen aus irgendwelchen unbekannten Gründen das Geschlechtsorgan verkümmert oder gar nicht zur Ausbildung gekommen ist, womit ja die Entwicklung der besondern Hautcharaktere und die Veränderung der Retractoren

in einem, wenn auch nicht näher zu begründenden und in seinem Wesen unverständlichen Zusammenhang stehen mag.

#### 4. *Onchnesoma sarsii* (KOR. et DAN.).

Unter dem Namen *Onchnesoma sarsii* haben mir 4 von Herrn Dr. SHIPLEY erhaltene Exemplare aus dem Golf von Christiania vorgelegen. Nach meinen weiter unten mitzuteilenden Befunden kann es keinem Zweifel unterliegen, daß dieses „*Onchnesoma*“ mit THÉEL zur Gattung *Phascolosoma* zu stellen ist und zwar in die Nähe von *Ph. sabellariae*. THÉEL glaubt, in *Onchnesoma sarsii* (KOR. et DAN.) 2 verschiedene Arten unterscheiden zu können, von denen er die eine *Ph. sarsii* (KOR. et DAN.) nennt, für die andere eine neue Art, *Ph. anceps*, aufstellt.

Nach dem Verhältnis von Rumpf und Rüssel würde ich meine Exemplare zu letzterer zählen. Der Körper beträgt in seiner Gesamtlänge etwa 16 mm, wovon 7—8 mm auf den Rumpf, 8—9 mm auf den Rüssel entfallen. Die von THÉEL beschriebenen Exemplare vom gleichen Fundorte (Christiania-Fjord) sind etwas größer, ihre Gesamtlänge beträgt 27 mm, während die übrigen von verschiedenen arktischen Fundorten (Grönland, Spitzbergen, Nowaja Semlja, Kara-See) eine Länge von 45 mm haben.

*Onchnesoma sarsii* besitzt wie alle *Phascolosomen* 2 Segmentalorgane, die an der gleichen Stelle gelegen sind wie bei *Petalostoma minutum* und auch denselben Bau zeigen. Auch die andere Tatsache, die THÉEL mit dazu bestimmt hat, diese Form zu *Phascolosoma* zu stellen, den Besitz von 2 Retractoren an Stelle von einem, kann ich nur bestätigen. Freilich findet sich im Rüssel und im vordern Teile des Rumpfes nur ein Retractor, aber dessen Verzweigung in 2 Wurzeln, die allerdings nur ganz kurz sind, sich aber in gleicher Weise etwa in der Mitte des Rumpfes an die Körperwand ansetzen, wie dies bei *Petalostoma minutum* und *Phascolosoma sabellariae* der Fall ist, beweist, daß er aus 2 Retractoren verwachsen ist.

Die Haut von *Ph. anceps*, als welches ich meine Exemplare betrachte, ist nach diesen Exemplaren noch dünner als bei *Ph. sabellariae*, hat aber die gleichen Schichten. Haken habe ich nicht gefunden, während THÉEL angibt, daß die meisten Exemplare von den arktischen Fundorten und von bedeutenderer Größe solche besäßen.

Das Geschlechtsorgan liegt in der gleichen Weise wie bei den andern Formen an der Ansatzstelle der Retractoren als ein Band. Während THÉEL in der Leibeshöhle nur Eier gefunden hat, ent-



hielten die von mir untersuchten Tiere in der Leibeshöhle nur Entwicklungsstadien von Spermatozoen in großen Massen. Irgendein Anzeichen von Zwitterigkeit habe ich bei *Ph. anceps* nicht gefunden, was natürlich nicht ausschließt, daß diese Form hermaphroditisch sein kann.

Hinweisen möchte ich zum Schlusse noch darauf, daß am Darne von *Ph. anceps* sich ebenfalls Wimpersäckchen, Wimperrinne und Diverticulum vorfinden und daß Gefäß, Cerebraltubus und Wimperpolster vorhanden sind.

### Allgemeines.

Die Untersuchung der vorstehenden Arten ergab eine fast vollständige Übereinstimmung in der Organisation. Es sind nur geringe Unterschiede vorhanden.

Die Größe der Tiere ist annähernd dieselbe, wenn ich von den Exemplaren von *Phascolosoma anceps* absehe, die THÉEL beschrieben hat. Wir haben es hier mit den kleinsten bis dahin bekannten Formen von *Phascolosoma* zu tun. Innerhalb der einzelnen Arten wechselt die Größe der Individuen auch sehr. Die oben gegebenen Zahlen beziehen sich auf die größten gefundenen Exemplare.

Das Verhältnis von Rüssel zu Rumpf scheint in den 3 Arten *minutum*, *sabellariae* und *anceps* einige kleine Unterschiede aufzuweisen. Bei *Ph. minutum* ist der Rüssel zuweilen fast ebenso lang wie der Rumpf, oft aber auch kürzer; bei *Ph. sabellariae* soll er stets etwas kürzer sein, jedoch ist das Verhältnis von Rumpf und Rüssel dasselbe, wenn *improvisum* in die Species *sabellariae* aufgenommen wird. Etwas länger als der Rumpf ist der Rüssel bei *Ph. anceps*; nach THÉEL sind sie ungefähr gleichgroß. Es scheinen also Übergänge in der Rüssellänge zu existieren, so daß dieses Merkmal nicht gut zur Unterscheidung der Species benutzt werden kann, zumal der Kontraktionszustand dabei eine große Rolle spielt.

Nach dem spärlichen Material zu urteilen, das mir von *Ph. anceps* vorlag, ist bei dieser Form der Rüssel im Verhältnis zum Rumpfe dünner als bei den andern Species.

Die Dicke und die damit zusammenhängende Durchsichtigkeit der Haut zeigen ebenfalls geringe Unterschiede, insofern als *Ph. sabellariae* eine etwas dünnere, durchsichtigere Haut besitzt als *Ph. minutum*, während die Haut von *Ph. anceps* noch etwas dünner ist.

Die Oberfläche der Haut der 3 Arten ist im großen und ganzen glatt. Bei der Kontraktion treten bei *Ph. minutum* und, nach den

Zeichnungen THÉEL's zu urteilen, auch bei *Ph. anceps* Falten auf. Haken finden sich nur selten; aber sie kommen doch vor. Die als *improvisum* bezeichneten Exemplare von *Ph. sabellariae* tragen sie meist. Auch bei *Ph. anceps* sollen nach THÉEL die meisten Individuen solche tragen, während ich bei den von mir untersuchten Exemplaren keine gefunden habe. Welchen Wert der Besitz von Haken für die Unterscheidung der Arten hat, ist von THÉEL besprochen worden. Er sagt: „It is a known fact, that the presence or absence of hooks behind the tentacles does not necessarily signify specific characters. On the contrary, forms are met with which are armed with hooks during a period of their life but lose them subsequently. In the two forms which I have called *Ph. sabellariae* and *improvisum*, the former is unarmed ... while the latter is armed with hooks. ... For reasons given ..., I am much inclined to believe that these two forms represent different sexes of the same species. Supposing that the truth of my supposition should be proved beyond doubt, one would have one more proof of the fact, that the presence and absence of hooks may sometimes be of but little systematical value.“ Hat sich nun auch die Annahme, daß *Ph. sabellariae* und *improvisum* verschiedene Geschlechter derselben Species sind, nicht bestätigt, so bleibt doch der Satz bestehen: „the presence and absence of hooks may sometimes be of little systematical value“.

Papillen sind gewöhnlich auch nicht oder doch nur in sehr geringer Ausbildung vorhanden. Nur die als *improvisum* bezeichneten *sabellariae*-Exemplare machen auch hier eine Ausnahme, indem sie etwas größere Papillen besitzen. Aber es finden sich daneben auch kleinere, wie sie öfters bei *Ph. sabellariae* und zuweilen auch bei *Ph. minutum* (Fig. 24) beobachtet wurden. Es zeigen sich alle Übergangsformen von den kleinern zu den größern Papillen, so daß die größern bei *improvisum* vorkommenden nicht als etwas Abweichendes betrachtet werden können.

Die Körperwand baut sich bei den 3 Arten in gleicher Weise auf aus Cuticula, Epidermis, Ring- und Längsmuskellage. Ein im ganzen Körper als Schicht ausgebildetes Corium fehlt. Die Hautorgane sind überall als mehr oder weniger rundliche Körper in der Höhe der Epidermis gelegen.

Alle Arten besitzen 2 Rüsselretractoren, die zuweilen eine geringere oder weitergehende Verschmelzung zeigen. Sie entspringen gewöhnlich in der Mitte des Rumpfes oder doch in ihrer Nähe. Sowohl über die Länge der Verschmelzung als auch die Lage der An-

satzstellen der Retractoren hat THÉEL wieder eingehendere Untersuchungen angestellt, die zum Resultat geführt haben, daß Zahl und Lage der Retractoren nicht unbedingt als Merkmale zur Unterscheidung der Arten benutzt werden dürfen. Ich lasse deshalb hier seine Ausführungen folgen: „If we now pass on to the retractor-muscles and their points of attachment, it becomes evident that here too no true species characters can be given . . . In order to adduce proof of my statement that the retractors are of but questionable value for the systematic arrangement of the species in question, I refer to the annexed table, which represents an excerpt of my annotations upon more than 200 individuals of *Ph. sabellariae* and *improvisum*, which I have had the opportunity of investigating . . .“ Es folgt die Tabelle. Dann sagt er weiter: „From the table above it is evident that the length of the retractors, their attachment to the body wall, and the degree of their coalescence are subject to rather considerable variations. This is strikingly obvious in *Ph. improvisum*, where the differences between the extreme forms are so enormous, that they doubtless should be considered as distinct species, did they not present series of transitional stages and did they not, besides, live together, side by side, on the same shells and between the same sandy tubes of *Sabellaria*. Considering this, it lies very near to hand to assume that such a variation is also shown in other forms of *Gephyrea* and, consequently, that several species have been described as new, which in reality are nothing but varieties of already known ones . . . With special regard to the extent of the coalescence of the two retractors, there seems to exist great differences in the same species. In *Ph. improvisum* the retractors have sometimes almost completely grown together, so as to form seemingly a single retractor, embracing the nervous cord with two very diminutive roots.“

Nach meinen Beobachtungen an *Ph. minutum* waren hier die beiden Retractoren meist ganz frei bis zur Rüsselspitze, jedoch beobachtete ich auch vereinzelte Fälle, in denen eine kurze Verwachsung der Retractoren vorhanden war. Für *Ph. sabellariae* gibt THÉEL an, daß stets eine Verwachsung vorhanden sei, daß sogar die Länge des verwachsenen Abschnitts die des freien Verlaufes übertreffe. Letzteres ist bei einem von mir geschnittenen Exemplar nicht der Fall; die Verwachsung betrug nur  $\frac{1}{5}$  der Gesamtlänge der Retractoren, und zwar war das mittlere Fünftel verwachsen. Das Verhalten der Retractoren in diesem Exemplar war ganz übereinstim-



mend mit den von mir beobachteten Fällen von Verwachsung bei *Ph. minutum*. Sehr weitgehend fand ich die Verwachsung bei *Ph. anceps*, während THÉEL für diese Art angibt, daß die vorn verwachsenen Retractoren ziemlich lange Wurzeln (frei verlaufende Stücke) haben. Aus allem diesem geht hervor, daß auf das Verhalten der Retractoren bei der Unterscheidung der vorliegenden Arten kein großer Wert gelegt werden kann.

Das Darmkanalsystem, wie es für *Ph. minutum* beschrieben wurde, scheint den andern Arten ebenfalls ganz ebenso zuzukommen. Bei ihnen konnte ich leider nicht gleich gründliche mikroskopisch-anatomische Untersuchungen anstellen, die Befunde machen aber diese Annahme sehr wahrscheinlich. Wir treffen also folgende Verhältnisse des Darmkanals an: Der Pharynx ist kurz und zeichnet sich durch dicke Wände aus. Auf ihn folgt der lange, dünnwandige Ösophagus. Er geht über in den zu einer doppelten Spirale aufgerollten Mitteldarm, der in 3 Abschnitte zerfällt. Der erste hat hohe körnchenführende Epithelzellen, die dem zweiten fehlen. Beiden ist gemeinsam der Besitz von Wimpersäckchen. Den dritten Mitteldarmabschnitt charakterisiert eine wimpernde Rinne, die bei allen Formen an dessen Ende in ein kurzes Diverticulum einmündet. Von da zieht bis zum After das Rectum, dessen gefaltete Wände mit Muskulatur reichlich ausgestattet sind.

Das Nervensystem weist die für Phascolosomen typischen Verhältnisse auf. Bei allen Formen ist ein Cerebraltubus vorhanden und ein anderes Sinnesorgan, das Wimperpolster. Am Gehirn fehlen dagegen die als Augen bezeichneten Organe. Anzeichen für eine segmentale Anordnung der Nervenelemente im Bauchstrange wurden niemals beobachtet.

Die Tentakel sind sehr weitgehend reduziert und nur in Form einiger die Mundöffnung umgebender Hautzacken vorhanden. Sie haben keine mit dem Gefäß in Zusammenhang stehenden Hohlräume.

Ein enger Hohlraum, der zwischen Gehirn und Pharynx gelegen ist, vertritt das Gefäßsystem.

Segmentalorgane sind immer 2 vorhanden, und sie münden nach außen seitlich in der Nähe des Afters. Ihr innerer Wimpertrichter ist stets dicht vor der äußern Öffnung an der Körperwand gelegen und wird gebildet durch eine dem Segmentalorgan vorn aufgesetzte Hautfalte, die eine Verdickung der Körperwand umgreift.

Das Geschlechtsorgan ist ein schmales Band, angeheftet an der

Basis der Retractoren. Es gibt an seinem freien Ende Geschlechtszellen ab, die ihre Entwicklung in der Leibeshöhle treibend vollenden und durch die Segmentalorgane nach außen befördert werden.

Von *P. minutum* und *Ph. sabellariae* konnte ich feststellen, daß sie hermaphroditisch waren. Bei den als *improvisum* bezeichneten *sabellariae*-Exemplaren fand ich dies allerdings nicht. Im Gegensatz zu THÉEL traf ich bei *improvisum* aber Eier in der Leibeshöhle. Ein hermaphroditischer Charakter wurde für *Ph. anceps* nicht konstatiert, was jedoch dessen event. hermaphroditische Natur nicht ganz ausschließt.

Die sehr weitgehende Übereinstimmung von *Petalostoma minutum*, *Phascolosoma sabellariae* und *Ph. anceps* drängt zu der Frage, ob wir es hier mit verschiedenen selbständigen Arten zu tun haben oder ob nicht zwei davon oder gar alle zu einer Art zu vereinigen sind. Die geringsten Unterschiede weisen *P. minutum* und *Ph. sabellariae* auf. Sie bestehen darin, daß die Haut bei *Ph. sabellariae* etwas dünner ist und die Muskelfasern der Längsmuskulatur einen etwas andern Anblick darbieten, was aber möglicherweise auf die Konservierung zurückzuführen ist. Daß die geringen Unterschiede im Verhältnis von Rüssel und Körper und im Verhalten der Retractoren für die Unterscheidung der Arten nicht als maßgebende Merkmale benutzt werden können, ist bereits gesagt. Eine andere Tatsache aber spricht neben der sonstigen völligen Übereinstimmung sehr dafür, daß *P. minutum* und *Ph. sabellariae* eine Art sind, die Zwitterigkeit, welche sonst bei Phascolosomen nicht beobachtet worden ist. Die geringen Unterschiede können sehr wohl bedingt sein durch die Verschiedenheit der Fundorte (*P. minutum* an der normannischen Küste und auf Helgoland — *Ph. sabellariae* an der Westküste von Schweden.) Wenn ich so alle Gründe, die für und wider eine Vereinigung zu einer Art sprechen, gegeneinander abwäge, so komme ich zu der Ansicht, daß beide einer Art angehören. Damit müßte die Species *sabellariae* (inkl. *improvisum*) fallen, denn der Name *P. minutum* besitzt ja die Priorität.

Es handelt sich aber nun noch um eine andere Frage, nämlich um die Beseitigung oder Beibehaltung der Gattung *Petalostoma*. Meine Untersuchung hat ergeben, daß die Diagnose KEFERSTEIN'S, auf die er die Aufstellung einer besondern Gattung *Petalostoma* gründet, in verschiedenen Punkten nicht richtig ist. THÉEL scheint dies vorausgesehen zu haben, denn er schreibt: „If once it should be proved that the diagnosis of KEFERSTEIN is wrong in that respect.

that there exist only two retractors in *Petalostoma* instead of four, then I should propose either to erase that genus name and to incorporate its species in the „abyssorum-group“ of *Phascolosoma* or possibly to exclude that group from the genus *Phascolosoma* and to incorporate it in the genus *Petalostoma*.“ Die Zwitterigkeit von *Petalostoma minutum* halte ich nicht für einen genügenden Grund, um es nicht in die Gattung *Phascolosoma* einzureihen, denn der Hermaphroditismus wird weiter nichts sein als eine Anpassung an besondere Verhältnisse. Deshalb halte ich es vorläufig für angebracht, die Gattung *Petalostoma* aufzugeben und ihren Vertreter in die Gattung *Phascolosoma* aufzunehmen. Sollte einmal eine Aufteilung der letztern stattfinden, so wird ja immerhin der Gattungsname *Petalostoma* wieder aufgenommen werden können.

Demnach verschwinden die 3 getrennten Species *Petalostoma minutum*, *Phascolosoma sabellariae* und *Phascolosoma improvisum* und führen den gemeinsamen Namen *Phascolosoma minutum* KEFERSTEIN.

Welche Stellung kommt nun *Phascolosoma anceps* zu? Die Unterschiede, welche zwischen dieser Form und *Ph. minutum* bestehen, sind noch etwas größer als die zwischen diesem und *sabellariae*. Besonders ist es auch die Tatsache, daß *Ph. anceps* anscheinend nicht zwitterig ist, die mich abhält, es mit den andern zu einer Species zusammenzutun. Ich halte es allerdings nicht für ausgeschlossen, daß eine spätere Untersuchung an größerem und besser erhaltenem oder lebendem Material zur Einreihung auch dieser Form in die Species *minutum* führen kann.

Zum Schluß will ich es nicht versäumen, nochmals auf diejenigen Punkte hinzuweisen, in denen durch meine Untersuchung Tatsachen festgestellt worden sind, die für die Kenntnis der Sipunculiden im allgemeinen von Bedeutung sind.

Zunächst ist dies die hier gefundene Ausbildung des Darmkanalsystems. Am Darmkanal lassen sich deutlich 6 Abschnitte unterscheiden: Pharynx, Ösophagus, 3 Mitteldarmabschnitte und Enddarm. Besonderes Interesse beansprucht die Sonderung des Mitteldarmes in 3 Abschnitte und die Ausstattung desselben mit Wimpersäckchen und Wimperrinne sowie deren Endigung in einem Diverticulum. Es ist doch auffallend, daß dieselbe Sonderung in 3 Abschnitte, Wimpersäckchen, Wimperrinne und Diverticulum sich auch bei einer ganz großen (28 cm langen) Form, *Sipunculus (Phascolosoma) gouldii*, finden. Die Wimpersäckchen sind sonst, soviel ich bei einer Durchsicht der einschlägigen Literatur fand, nur noch für *Phascolosoma elongatum*



von KEFERSTEIN (1863) erwähnt, es ist jedoch wahrscheinlich, daß sie eine größere Verbreitung besitzen.

Welche physiologische Bedeutung Wimpersäckchen, Wimperrinne und Diverticulum haben, ist mir nicht möglich anzugeben, da die kleinen Objekte nicht geeignet waren, Untersuchungen in der Hinsicht anzustellen. ANDREWS meint, daß der Wimperrinne wohl nicht eine respiratorische, sondern viel eher eine secretorische und leitende Funktion zukäme.

Ein zweiter Punkt von allgemeiner Bedeutung ist das Vorhandensein eines Cerebraltubus und eines Wimperpolsters. Der seither nur bei den oben genannten größern Formen beschriebene Verbindungskanal des Gehirns mit der Körperoberfläche ist also auch bei diesen kleinen Formen vorhanden. Ich glaube, daß der Cerebraltubus als eine bei allen Sipunculiden vorhandene Bildung sich erweisen wird. Sein tiefster Teil am Gehirn scheint ein Sinnesorgan, das Cerebraloorgan, zu bergen, über dessen Funktion sich bis jetzt noch nichts sagen läßt.

Auch das Wimperpolster scheint unter den Sipunculiden eine größere Verbreitung zu haben. Soweit ich es ermitteln konnte, ist es bis jetzt erwähnt bei folgenden Arten: *Sipunculus* (*Phascolosoma*) *gouldii* (ANDREWS), *Phascolosoma vulgare*, *procerum*, *eremita*, *elongatum*, *hanseni*, *margaritaceum* (THÉEL), *Phascolosoma minutum*, *anceps* und bei *Physcosoma lovenii* (THÉEL).

Schließlich ist noch bemerkenswert, daß *Phascolosoma minutum* sich als Zwitter erwiesen hat. Es ist dies der einzige Fall von Hermaphroditismus, der bis jetzt bei Sipunculiden beobachtet ist.

### Einige Bemerkungen zur Anatomie von *Onchnesoma steenstrupii*.

Von der Gattung *Onchnesoma* KOREN et DANIELSSEN ist jetzt nur noch wenig übrig geblieben. Die seither als *Onchnesoma sarsii* beschriebene Form wurde von THÉEL einschließlich der davon getrennten Art *anceps* zu *Phascolosoma* gestellt, und ich habe mich ihm darin auf Grund meiner eignen Untersuchung unbedingt angeschlossen. Nach THÉEL's allerdings nur sehr dürftigen Angaben über *Onchnesoma glaciale* scheint es mir ebenfalls vollkommen sicher, daß auch dies eine *Phascolosoma*-Art ist, die ganz in die Nähe von *Ph. minutum* und *Ph. anceps* zu stellen ist. So wären nur noch 2 *Onchnesoma*-Arten übrig geblieben, *squamatum* und *steenstrupii*. Daß erstere Art wahrscheinlich eine neue Gattung bilden müsse, spricht THÉEL aus, dem ich, ohne die Art von Augenschein zu kennen, vollkommen beistimme.

Unter diesen Umständen erscheint es mir nicht unangebracht, einige Beobachtungen mitzuteilen, die ich gelegentlich über die einzige Art, die nun noch die Gattung *Onchnesoma* KOREN et DANIELSSEN vertritt, *Onchnesoma steenstrupii*, gemacht habe.

Meine Untersuchungen dieser Species erstrecken sich nur auf den hintern Teil des Rüssels und den Rumpf, da es mir wegen der starken Krümmung und Aufrollung des Rüssels bei allen mir zur Verfügung stehenden, von den Herren SHIPLEY (Cambridge) und APPELÖF (Bergen) dem Zoologischen Institut gütigst überlassenen, konservierten Exemplaren nicht möglich war, eine Schnittserie durch diesen Körperteil anzufertigen.

Über die Anatomie von *Onchnesoma steenstrupii* hat SHIPLEY 1892 einen besondern Aufsatz veröffentlicht, und auch THÉEL macht eine Reihe von Bemerkungen in seiner bereits vielfach genannten Arbeit.

Beim Vergleich meiner Schnitte mit den von SHIPLEY geschilderten Beobachtungen fand ich sofort, daß SHIPLEY's Deutungen der in der Körperwand auftretenden Schichten nicht richtig sein können. Der mächtigste Teil der Haut wird von einer dicken homogenen Lage eingenommen. Die von Furchen und Runzeln durchzogene Oberfläche ist mit einer sehr viel dünnern und unebenen, in zahlreiche kleine Fortsätze ausgehenden Schicht bekleidet (Fig. 29; vgl. damit SHIPLEY's figg. 6 u. 8). Diese letztere ist offenbar dieselbe, welche SHIPLEY für die Epidermis hielt, deren Zellen er in-

folge schlechten Erhaltungszustandes nicht habe erkennen können. Dieser Auffassung entsprechend wird von SHIPLEY die darunter liegende, homogene (gelatinöse) Schicht für die „Bindegewebslage oder Cutis“ erklärt, in der fast keine Spur von Zellen zu erblicken seien. An der Basis dieser Schicht seien die Hautdrüsen gelegen. Meines Erachtens kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die vermeintliche „Cutis“ in Wirklichkeit der Hauptteil der Cuticula ist. Unter ihr zieht überall eine deutliche, wenn auch nur sehr dünne Epidermis hin, deren Zellgrenzen zwar in meinen Präparaten nicht zu sehen, deren Kerne aber deutlich wahrnehmbar sind. Ihr gehören wie bei allen Sipunculiden die Hautorgane an. Diese finden sich ziemlich spärlich und sind meist stark abgeflacht; ihr Ausführungsgang durchbricht die Cuticula. Sehr eigentümlich ist allerdings das Verhalten der oberflächlichen Lage an der Außenseite der Cuticula. THÉEL hat sie vollkommen treffend beschrieben und abgebildet (1905, p. 94). Nach ihm besitzt die Hautoberfläche des Rumpfes im vordern Teil hauptsächlich transversale Falten, im mittlern transversale und longitudinal sich kreuzende. Dagegen verlaufen gegen das Hinterende 20–30 anscheinend konstante Längsrippen, die sich durch den Besitz von vorspringenden, körnigen, papillenartigen Körpern auszeichnen. Diese sind keine echten Papillen, zeigen eine hellere oder dunklere Farbe und sind, nach vorn meist kleiner werdend, auf dem ganzen Körper des Tieres vorhanden. Zwischen ihnen liegen die kleinen Papillen, welche mit den Hautdrüsen in Verbindung stehen. (Siehe dazu THÉEL's Abbildungen fig. 166–172.)

Die eben genannten papillenartigen Körper traf ich am Hinterende des Rumpfes oft als lange schmale Fortsätze auf der Cuticula. Die dünne Achse derselben besteht anscheinend aus der homogenen Masse der Cuticula, während eine weit dickere Schicht, von der gleichen Beschaffenheit wie die äußerste Schicht der Cuticula sonst, sie umgibt. Diese Schicht ist nicht homogen, sondern besteht vielmehr aus zahlreichen kleinern und größern, unregelmäßig gestalteten, bald heller, bald dunkler gefärbten Schollen, die SHIPLEY vermutlich für die Überreste der Epidermis angesehen hat.

Hinsichtlich der Muskulatur der Körperwand kann ich ebenfalls SHIPLEY's Angaben nicht vollständig bestätigen. Die Ringmuskulatur soll nämlich nur im Rüssel und im vordern Teil des Rumpfes vorhanden sein; etwa in der Mitte des letztern höre sie auf. Ich habe stets bis ganz in das Hinterende eine wohl ausge-



bildete Ringmuskulatur vorgefunden. Dagegen zeigte sich gerade die Längsmuskulatur im Hinterende sehr schwach ausgebildet.

Ganz im Hinterende setzt auf der dorsalen Seite der Retractor an. Man kann deutlich beobachten, daß an der Ursprungsstelle eine tief einschneidende Furche die Masse des Retractors in zwei links und rechts von dem Einschnitte gelegene Teile scheidet. Vielleicht könnte dies ein Merkmal sein, daß der Retractor aus zweien verschmolzen ist: im übrigen läßt sich aber im ganzen Verlauf desselben nichts von einer Scheidung erkennen.

Das Darmkanalsystem ist von SHIPLEY im wesentlichen richtig beschrieben und (nach KOREN u. DANIELSEN) abgebildet worden, bis auf einen Punkt, die Lage des Afters. Auch THÉEL's Abbildung ist mit Ausnahme dieses Punktes vollkommen im Einklang mit den SHIPLEY'schen Angaben. Dagegen bestreitet THÉEL, daß der After, wie SHIPLEY angibt, auf dem Rüssel in der Nähe seiner Übergangsstelle zum Rumpf liegt; er fand ihn ganz im Vorderende des Rüssels nicht weit von der Mundöffnung entfernt. Dazu kann ich nur bemerken, daß ich den Rüssel von der Öffnung des Segmentalorgans noch 3 mm nach vorn verfolgt habe, und auf dieser Strecke den After nicht fand. Die Lage des Afters ist also nicht die, welche SHIPLEY angibt. Den Verlauf des Darmkanals im Rumpf habe ich auf Schnittserien verfolgt und genau dieselben Verhältnisse beobachtet, wie sie in den Abbildungen SHIPLEY's und THÉEL's zu sehen sind. Der Darm verläuft von der Mundöffnung nur wenig gekrümmt bis zum Hinterende des Rumpfes, zieht dann in einer  $\Omega$ förmigen Schlinge gegen dessen Vorderende und wieder zurück zum Hinterende, wendet sich wieder um, um nun eine doppelte Spirale zu beschreiben, und verläuft endlich, also wieder am Hinterende beginnend, ziemlich gerade durch den Rumpf und Rüssel zur Afteröffnung. Ein Spindelmuskel findet sich nicht, dagegen sind Befestiger der Spirale zur Körperwand vorhanden. Über die anatomisch-histologische Beschaffenheit des Darmkanals will ich nur bemerken, daß sich keine Wimperssäckchen vorfinden; die wimpernde Rinne ist aber, wie schon SHIPLEY bemerkt, vorhanden.

Vom Nervensystem habe ich nur ein Stück des Bauchstranges untersucht. SHIPLEY gibt vom Bauchstrang an, er sei der Körperwand dicht angelagert und im Rüssel fast in dessen Muskulatur eingebettet. Der Querschnitt sei im Rüssel oval, im Rumpf rund (kreisförmig). Das Ende des Bauchstranges liege am Hinterende des Körpers. Hinsichtlich der Struktur sagt SHIPLEY, daß wie bei

andern Sipunculiden die Ganglienzellen auf der Ventralseite, die Fasermasse auf der dorsalen Seite gelegen seien.

Auch hier stimmen meine Befunde nicht ganz mit denen SHIPLEY's überein. Der Bauchstrang liegt im Rumpfabschnitt frei in der Leibeshöhle; im Rüssel, soweit ich ihn verfolgt habe, ist der Bauchstrang seitlich links und rechts an die Körperwand angeheftet. Vermutlich bezieht sich auf diese Region die Abbildung fig. 8 SHIPLEY's. Im Rumpf ist der Querschnitt des Bauchstranges durchaus nicht immer (kreis-)rund, sondern öfter ebenfalls queroval. Die Form des Querschnittes hängt sehr wahrscheinlich von Kontraktions- und Pressungszuständen ab. Der Bauchstrang endigt auch nicht ganz am Hinterende, er teilt sich wie bei den beschriebenen *Phascolosoma*-Arten ein Stück davor in 2 oder 3 Nerven auf. Was SHIPLEY über die Struktur des Bauchstranges sagt, stimmt mit meinen Befunden überein.

Ogleich ich das Gehirn nicht untersucht habe, so möchte ich doch den Angaben SHIPLEY's einige Bemerkungen hinzufügen. Auf der Dorsalseite soll das Gehirn mit der Epidermis in Verbindung stehen. Die Epidermiszellen sollen keinerlei Modifizierung aufweisen, Augen nicht vorhanden sein. Nach fig. 12 SHIPLEY's möchte ich annehmen, daß auch bei *Onchnesoma steenstrupii* ein Cerebraltubus ausgebildet ist. In dieser Annahme bestärkt mich die Abbildung des Gehirns in fig. 10. Ich glaube, daß SHIPLEY's „median nerve“ besonders wegen der zelligen, epithelialen Hülle desselben nichts anderes ist als der Cerebraltubus.

In bezug auf die Ausbildung des Tentakelsystems stimmen SHIPLEY und THÉEL vollkommen überein. Es sind eigentliche Tentakel nicht vorhanden, auch nicht einzelne Hautzacken, sondern ein Wulst um die Mundöffnung, der besonders auf der Dorsalseite eine bemerkenswerte Größe erreicht.

Ein Gefäßsystem haben weder SHIPLEY noch THÉEL gefunden. Es dürfte indessen sicher sein, daß der Raum, den SHIPLEY in seiner fig. 12 abbildet und dort als Cölom bezeichnet, das Rudiment eines Gefäßes ist.

Das eine vorhandene Segmentalorgan mündet nach SHIPLEY's Angaben bald auf der linken, bald auf der rechten Seite des Bauchstranges, dicht hinter der Übergangsstelle von Rumpf und Rüssel. Die äußere Öffnung führt in das Lumen des sackförmigen Organs: dicht davor liegt der Wimpertrichter mit der innern Öffnung. Die Wand des Segmentalorgans besitzt große drüsige Epithelzellen mit

klarem Protoplasma, welches viele sich leicht dunkel färbende Körnchen enthält. Letztere sind kugelförmig und von verschiedener Größe. Die größern zeigen eine doppelte Kontur und finden sich auch im Lumen des Organs. Die Muskulatur der Wand des Segmentalorgans ist nicht so stark entwickelt wie bei andern Sipunculiden.

Alle diese Beobachtungen kann ich vollkommen bestätigen. Die schwache Ausbildung der Muskulatur hängt sicherlich mit der Kleinheit der Art zusammen, denn auch die von mir beschriebenen kleinen Phascolosomen zeigen eine kaum stärker ausgebildete Muskulatur des Segmentalorgans. Erwähnen muß ich noch die Befestigung des Organs, die SHIPLEY nicht beschreibt, die aber THÉEL beobachtet und abgebildet hat (vgl. seine figg. 160 u. 185). Er sagt, das Segmentalorgan sei auf seiner ganzen Länge durch zahlreiche Fäden an die Körperwand angeheftet. Ich fand zwar nicht, daß zahlreiche Befestiger vorhanden waren, aber einzelne muskulöse Fäden konnte ich doch konstatieren. Diese Befestigungsart des Segmentalorgans ist vielleicht von systematischer Bedeutung, da die Phascolosomen vollständig freie Organe besitzen.

Über die Geschlechtsverhältnisse von *Onchnesoma steenstrupii* sagt SHIPLEY, das Tier sei getrenntgeschlechtlich. Bei den männlichen Individuen liege das Geschlechtsorgan in der Nähe der Ursprungsstelle des Retractors. Von ihm lösten sich die Mutterzellen der Spermatozoen ab, welche durch Teilung die Spermamorulae bildeten. In den Weibchen habe er nur zahlreiche Eier in der Leibeshöhle, aber kein Ovar finden können; KOREN u. DANIELSEN hätten dazu bemerkt „while the ova continue their development in the perivisceral cavity, the last vestiges of the ovary disappear entirely, so that no trace of it remains“.

Die beiden von mir geschnittenen Exemplare waren Weibchen. Bei beiden fand ich neben freien Eiern ein Geschlechtsorgan, von demselben Aussehen wie bei den Phascolosomen. Es lag jedoch nicht an der Ansatzstelle des Retractors, sondern auf der Ventralseite zwischen dem Bauchstrang und der Körperwand.



### Literaturverzeichnis.

---

1. ANDREAE, J., Beiträge zur Anatomie und Histologie des Sipunculus nudus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 36, 1881.
  2. ANDREWS, E. A., Notes on the anatomy of Sipunculus gouldii, POURTALES, in: Stud. biol. Lab. Johns Hopkins Univ., Vol. 4, No. 7, 1890.
  3. FAUVEL, PIERRE, Annélides polychètes recueillies à Cherbourg, in: Mém. Soc. nation. Sc. nat. math. Cherbourg, Vol. 31, 1900, p. 305—319.
  4. —, Histoire naturelle de la presqu'île du Cotentin, 3. La faune, in: Cherbourg et le Cotentin, 1905, p. 47—92.
  5. KEFERSTEIN, W., Untersuchung über niedere Seetiere, in: Z. wiss. Zool., Vol. 12, 1863.
  6. —, Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntniss der Sipunculiden, ibid., Vol. 15, 1865.
  7. METALNIKOFF, S., Sipunculus nudus, ibid., Vol. 68, 1900.
  8. SELENKA, DE MAN und BÜLOW, Die Sipunculiden, Syst. Monogr., Wiesbaden 1883.
  9. SELENSKY, Untersuchung über die sogenannten Urnen der Sipunculiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 90, 1908.
  10. SHIPLEY, A. E., On Phymosoma varians, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 31, 1890.
  11. —, On Onchnesoma steenstrupii, ibid., Vol. 33, 1892.
  12. THÉEL, H., Northern and arctic Invertebrates in the collection of the Swedish State-Museum, in: Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Vol. 39, No. 1, 1905.
  13. WARD, H. B., On some points in the anatomy and histology of Sipunculus nudus, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 21, 1891.
-

### Erklärung der Abbildungen.

<i>a</i> After	<i>neom</i> Commissur
<i>be</i> Befestiger	<i>nst</i> Nephrostom
<i>bh</i> Bindegewebshülle	<i>oe</i> Ösophagus
<i>bk</i> Blutkörper	<i>om</i> Eihülle
<i>cebt</i> Cerebraltubus	<i>os</i> Mündung des Segmentalorgans
<i>cut</i> Cuticula	<i>oz</i> Eizelle
<i>d</i> Darm	<i>ph</i> Pharynx
<i>dt</i> Dotter	<i>pz</i> Peritonealzelle
<i>df</i> dorsoventrale Faser	<i>qf</i> Querfaser
<i>dfa</i> dorsale Falte	<i>retr</i> Retractor
<i>ed</i> Enddarm	<i>rm</i> Ringmuskulatur
<i>ep</i> Epidermis	<i>s</i> Segmentalorgan
<i>ft</i> Faserteil	<i>sm</i> Schließmuskel
<i>g</i> Gehirn	<i>spm</i> Spindelmuskel
<i>ge</i> Geschlechtsorgan	<i>sz</i> männliche Geschlechtszelle
<i>gef</i> Gefäß	<i>t</i> Tentakel
<i>ho</i> Hautorgan	<i>vkw</i> Verdickung der Körperwand
<i>kk</i> kleine Körnchen	<i>w</i> Wimperkissen
<i>lm</i> Längsmuskulatur	<i>wr</i> Wimperrinne
<i>lmb</i> Längsmuskelbündel	<i>ws</i> Wimpersäckchen
<i>m</i> Muskulatur	<i>wu</i> Wulst in der Wimperrinne
<i>n</i> Bauchstrang	<i>wz</i> Wanderzelle
<i>nz</i> große Zelle im Nervensystem	

### Tafel 1.

Figg. 1—24. *Petalostoma minutum*.

Fig. 1. Totalbild, nach einem konservierten Exemplar. 6 : 1.

Fig. 2. Aufgeschnittenes Tier; eingestülpt. Lage der innern Organe zeigend. 12 : 1.

- Fig. 3. Längsschnitt durch den vordern Rüsselteil; median. 70 : 1.
- Fig. 4. Stück der Körperwand (Querschnitt aus dem hintern Teile des Rumpfes). 400 : 1.
- Fig. 5. Hälfte eines Querschnitts in der Region der Ansatzstelle der Retractoren und des Geschlechtsorgans. 100 : 1.
- Fig. 6. Hohe körnchenführende Zellen des 1. Mitteldarmabschnitts. 560 : 1.
- Fig. 7. Pharynxepithel mit Wanderzelle. 320 : 1.
- Fig. 8. Wimpersäckchen. 250 : 1.
- Fig. 9. Zellen des 2. Mitteldarmabschnitts. 320 : 1.
- Fig. 10. Schnitt durch den 3. Mitteldarmabschnitt (Wimpern fortgelassen). 320 : 1.
- Fig. 11. Stück eines Querschnitts durch die Region der Afteröffnung: Schließmuskel und Befestiger zeigend. 100 : 1.
- Fig. 12. Querschnitt durch den Bauchstrang im hintern Rüssel; seitliche Längsmuskelbündel stark, dorsales nur noch schwach vorhanden. 200 : 1.
- Fig. 13. Längsschnitt durch das eingestülpte Vorderende (etwas schief); Gehirn, Cerebraltubus, Gefäß, Wimperkissen. 90 : 1.
- Fig. 14. Querschnitt durch das eingestülpte Vorderende in der Region des Cerebraltubus. 90 : 1.
- Fig. 15. Cerebraltubus stark vergrößert. 350 : 1.
- Fig. 16. Querschnitt ein Stück vor Schnitt in Fig. 14 gelegen; Wimperkissen. 95 : 1.
- Fig. 17. Wimperkissen stark vergrößert. 450 : 1.
- Fig. 18. Blutkörperchen; a und b phagocytaire, c rotes Blutkörperchen. 450 : 1.
- Fig. 19. Entwicklungsstadien der männlichen Geschlechtszellen. 350 : 1.
- Fig. 20. a junge Eizelle aus der Leibeshöhle. 320 : 1. b Hülle einer reifen Eizelle. 600 : 1.
- Fig. 21. Schnitt durch Geschlechtsorgan in der Längsrichtung des Tieres. 300 : 1.
- Fig. 22. Querschnitt durch den Wimpertrichter des Segmentalorgans. *skw* Verdickung der Körperwand.
- Fig. 23. Epithelzellen des Segmentalorgans. 175 : 1.
- Fig. 24. Schnitt durch die Körperwand; kleine Erhebung der Cuticula über dem Hautorgan. 300 : 1.

Figg. 25—27. *Phascolosoma sabellariae*.

Fig. 25. Abbildung eines aufgehellten Individuums. 12 : 1.

Fig. 26. Stück der Körperwand. Querschnitt. 300 : 1.



Fig. 27. Stück der Körperwand am Hinterende; kleine Papille.  
300 : 1.

Fig. 28. *Phascolosoma improvisum*.

Fig. 28. Stück der Körperwand am Hinterende; große Papille.  
300 : 1.

Fig. 29. *Onchnesoma steenstrupii*.

Fig. 29. Stück der Körperwand am Hinterende. 330 : 1.

---

*Nachdruck verboten.*

*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Zähne am Rostrum der Pristiden.

Von

**Heinrich Engel.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Gießen.)

- Mit Tafel 3—6 und 2 Abbildungen im Text.

---

Die grundlegende Arbeit OSKAR HERTWIG'S „Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und Zähne der Selachier“ hat eine große Anzahl von Untersuchungen über die Zähne und die Verknöcherungen des Integuments der niedern Wirbeltiere im Gefolge gehabt. Man hat bei den Fischen allenthalben die engen Beziehungen zwischen den Hartgebilden der Mundhöhle und denen der Haut festzustellen vermocht, selbst bei solchen Gebilden, die ihrer Größe und sonstigen äußerlichen Beschaffenheit nach nicht diesem Kreis anzugehören schienen. MARKERT, RITTER u. a. haben so z. B. von den großen Flossenstacheln der Elasmobranchier nachgewiesen, daß sie nichts anderes als große Hautzähne, daß sie besonders ausgebildete Placoidschuppen sind.

Zu den Hartgebilden am Fischkörper, die bisher keiner eingehendern Betrachtung gewürdigt worden sind, gehören die „Sägezähne“ der Pristiden. Obwohl sie ARISTOTELES schon erwähnt hat, ist seit dem Erscheinen von OWEN'S „Odontography“ (1840—45) nichts Ausführlicheres darüber geschrieben worden; es finden sich nur kurze Notizen und Mitteilungen von TOMES, JAEKEL, PAPPENHEIM,

HILGENDORF, und MARKERT erwähnt sie beiläufig. Auf ihre Angaben komme ich später zurück.

Dem Mangel an genauer Kenntniss der Rostralzähne soll diese im Zoologischen Institut in Gießen ausgeführte Arbeit abhelfen.

Ich will ein paar kurze allgemeine Bemerkungen<sup>1)</sup> über das Rostrum der Pristiden vorausschicken.

Das Rostrum ist bei diesen Fischen enorm verlängert, so daß es einen großen Teil, meist  $\frac{1}{3}$ , der ganzen Körperlänge ausmacht. Es erscheint von oben nach unten plattgedrückt und trägt am Rande zu beiden Seiten große stachelartige Fortsätze. Diese sind meistens paarweise angeordnet und dann auf jeder Seite in gleicher Anzahl. Häufig differiert jedoch die Zahl auf der einen und der andern Seite um einen Zahn, gelegentlich sogar um mehrere. Man hat daher auch das Rostrum mit einer Doppelsäge verglichen, der die Pristiden ja auch den Namen „Sägefische“ verdanken. Am vordern Ende ist das Rostrum abgestumpft, hat dort keine Zähne und endigt oft mit einer augenscheinlich von zahlreichen Stößen hervorgerufenen wulstartigen Auftreibung. Der Abstand der Zähne voneinander ist im allgemeinen ungefähr gleich, nur am Grunde des Rostrums größer. Dort ist bisweilen auch die Form der Zähne eine andere als in den vordern Abschnitten. Zwischen dem Kopfe und dem ersten Zahnpaar ist immer ein größerer Zwischenraum. Das Rostrum ist der Länge nach von 4 weiten Kanälen durchzogen, die in geringer Entfernung vom Ende desselben ohne Öffnung nach außen abschließen. Ihr Inhalt besteht aus gallertigem Gewebe, das zahlreiche Blutgefäße, Nerven und Sinnesorgane einschließt. Die Wände dieser Kanäle, wie überhaupt das Gerüst des Rostrums, bestehen aus Knorpel, der jedoch keine homogene Beschaffenheit zeigt, vielmehr aus lauter kleinen Knorpelsäulchen oder -prismen zusammengesetzt erscheint. Es handelt sich hier um ein stark mit Kalksalzen durchsetztes Knorpelgewebe. Bemerkenswert ist vor allem die säulchen- oder prismenartige Struktur, wie sie sich auch bei andern Elasmobranchiern findet. Ich werde darauf noch gelegentlich zu sprechen kommen.

1) Über Einzelheiten im Bau des Rostrums verweise ich auf die Arbeiten: WILLIAMSON, Structure of scales and bones, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1851, Vol. 2 und KÖLLIKER, Ueber den Bau der Säge des Sägefisches, in: Würzburg. nat. Ztschr., Vol. 1, 1860. Beide Autoren beschäftigen sich hauptsächlich mit der Histologie der Gewebe des Rostrums. Die Zähne werden nicht erwähnt.



### Das Material.

Für meine Untersuchungen standen mir folgende Objekte zur Verfügung:

#### 1. Objekt A.

Ein Embryo von *Pristis perrotteti*, Länge 22,7 cm, davon 7 cm auf das Rostrum. Es war das jüngste Stadium, das mir zu Gebote stand, und hatte noch äußere Kiemen. Die Zähnchen am Rostrum, links 19, rechts 20, hatten die Haut noch nicht durchbrochen. Das Objekt ist aus der Sammlung des Zoologischen Gartens in Amsterdam, durch Herrn Prof. MAX WEBER gütigst zur Verfügung gestellt. Es machte auf den ersten Anblick den Eindruck guter Erhaltung. Leider erwies sich aber bei genauerer Untersuchung die Epidermis als völlig zerstört, so daß das Objekt wenig brauchbar war.

#### 2. Objekt B.

In allen 3 Hauptrichtungen geführte Schnittserien durch das Rostrum eines Embryos von *Pristis pectinatus*. Das Objekt entstammt der Sammlung des Zoologischen Museums in Hamburg und wurde seinerzeit von dem damaligen Assistenten am Gießener Zoologischen Institut Herrn Dr. AUG. KÖHLER geschnitten. Diese Präparate und diejenigen, die ich unter Objekt C und D nennen werde, sind bereits durch Herrn Prof. J. W. SPENGEL im Jahre 1892 der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Berlin vorgelegt worden und in dem Bericht erwähnt.<sup>1)</sup> Die Erhaltung war recht gut, die Tinktion mit Hämatoxylin ergab gute Differenzierung. Wenn an den Schnitten irgendetwas auszusetzen ist, so ist es die ziemlich erhebliche Dicke (20  $\mu$ ). Die Figg. 8 u. 9 auf Taf. 3 und Fig. 1 bis 7 auf Taf. 4 sind Bilder des Objekts B. Wegen der Dicke der Schnitte sowohl als zum Zwecke besserer Übersicht für den Leser habe ich die Abbildungen z. T. ein wenig schematisiert.

#### 3. Objekt C.

Horizontal- und Sagittalschnittserien durch die Rostralzähne von *Pristis perrotteti*. Das Objekt ist ein Embryo aus der Sammlung des Zoologischen Instituts in Gießen von 35 cm Länge, wovon 11 cm auf das Rostrum entfallen. Es ist leider nur mangelhaft erhalten,

1) s. S. 61.

die Epidermis und ihre Nebenorgane sind größtenteils verdorben, die mesodermalen Gewebe dagegen gut konserviert.

#### 4. Objekt D.

Die Präparate, Längs- und Querschnitte durch das Rostrum eines Embryos von *Pristis cuspidatus* von 33 cm Länge und 11 cm langem Rostrum, waren ebenfalls in der Sammlung des Zoologischen Instituts in Gießen bereits enthalten. Das Objekt ist seinerzeit vom Naturhistorischen Museum in Lübeck erworben worden. Von ihm gilt dasselbe in bezug auf Erhaltung, was ich beim Objekt C erwähnt habe. Die Zähnchen haben bereits die Haut durchbrochen.

#### 5. Objekt E.

Es ist ein kurzes Stück eines Rostrums einer unbestimmbaren *Pristis*-Species und wurde durch Herrn Prof. R. BURCKHARDT-Basel gütigst zur Verfügung gestellt. Nachträgliche Bemühung der Artbestimmung lieferte nur das Resultat, daß es sich nicht um *Pristis cuspidatus* handelt. Leider wird es in betreff der Konservierung selbst geringen Ansprüchen nicht gerecht, hat aber dennoch einige brauchbare Ergebnisse geliefert. Es ist mit Objekt D ungefähr gleichaltrig, wenn auch seine rostralen Zähnchen die Haut noch nicht durchbrochen haben.

#### 6. Objekt F.

Eine wertvolle, aber leider unvollständige Horizontalschnittserie durch kleine Stücke eines Rostrums von *Pristis zysson*, die ebenfalls in der Sammlung des Zoologischen Instituts Gießen bereits vorhanden war. Das Rostrum war ehemals trocken konserviert und wurde erst nachträglich wieder aufgeweicht und geschnitten, leider nur in einer Richtung. Das ist insofern bedauerlich, als das Objekt sehr typische histologische Verhältnisse zeigt, von denen ich gerne mehr Bilder dem Leser vorgeführt hätte. Es ist das jüngste Entwicklungsstadium, dessen Zähne bereits massiv sind. Besonders die basalen Abschnitte des Dentins bieten viel Interessantes. Die Färbung mit Hämatoxylin ist gut gelungen.

#### 7. Objekt G.

4 ältere Embryonen von *Pristis cuspidatus*, anscheinend aus ein und derselben Brut stammend, obwohl die Größe der einzelnen Exemplare um ca. 8 cm variiert. Sie sind von Herrn G. SCHNEIDER in

Basel dem Zoologischen Institut in Gießen geschenkt worden. Sie zeigen ihre Zugehörigkeit zur Species *Pr. cuspidatus* besonders deutlich durch den auf der hintern Kante der rostralen Zähne befindlichen hakenartigen Fortsatz. Die Zähnchen ragen ungefähr 1 cm aus dem Rostrum heraus, sind sehr scharf und durchsichtig. Die Erhaltung war gut, doch bot mir das relativ alte Objekt wenig in bezug auf die Entwicklung der Hartsubstanzen. Die Verarbeitung mit dem Mikrotom war nicht immer leicht und lohnend. Indessen bekam ich sehr gute Schliffpräparate.

### 8. Objekte H.

Darunter fasse ich eine Anzahl jugendlicher, trocken konservierter, isolierter Rostra zusammen, die z. T. Embryonen, z. T. auch schon freilebenden Tieren angehört haben. Sie sind als solche von *Pristis cuspidatus*, *pectinatus* und *zyron* bestimmt worden. Sie alle kommen für mich wenig in Betracht, weil sie eine Entwicklungsstufe darstellen, die für die Untersuchung von geringer Bedeutung ist und deren Schilderung nur das beim Objekte F oder G Gesagte wiederholen würde. Von dem einen oder andern Zahne fertigte ich Schliffe an, meist um Formbilder des Querschnittes zu erhalten oder der Vollständigkeit halber.

### 9. Objekte J.

5 verschiedene, große Rostra, 2 von *Pristis antiquorum* (?), 2 von *Pristis perrotteti* (?).<sup>1)</sup> Ich habe nur eine Säge und zwar die größte in den Kreis meiner Betrachtung gezogen. Sie ist ziemlich sicher als eine solche von *Pr. antiquorum* bestimmt, 1,10 m lang, am Grunde 20 cm, am Ende 8 cm breit und hat an ihren Rändern kolossale Zähne. Von diesen wurden Längs- und Querschcliffe angefertigt. Außerdem lagen mir noch aus der Sammlung des Gießener Zoologischen Instituts Schliffe in verschiedener Richtung durch diverse Zähne der unter J erwähnten Objekte vor.

### Technisches.

Wie vorausszusehen war, boten die Objekte, besonders die alten Zähne, bei der Verarbeitung mannigfache Schwierigkeiten. Es erwies

1) Für die nachträgliche Bestimmung gilt die Bemerkung GÜNTHER's: „It must be remarked that the determination of isolated rostra is not always certain.“

sich als am vorteilhaftesten, von den ältern Stadien nur Schlitze anzufertigen. Auch diese sind infolge der eigentümlichen Zähigkeit, die durch die histologische Struktur des Zahnbeines bedingt ist, schwer herzustellen. Die von KOCH'sche Versteinerungsmethode (Einbettung in erhärtetem Canadabalsam) ist ein ausgezeichnetes Mittel, um die Schlitze in ihrer ganzen Größe erhalten und sie trotzdem dünn genug herstellen zu können. Auch jüngere Zähne, z. B. die des Stadiums G, habe ich nach dieser Methode geschliffen und z. T. ganz vortreffliche Resultate erzielt. Man darf nach dem Schleifen das Polieren (auf einer matten Glasplatte oder gut ausgetriebenem Marmor) nicht versäumen, denn nur derartig behandelte Präparate eignen sich zu histologischer Untersuchung.

Die Färbung der Schlitze geschah mit Pikrinsäure-Fuchsin und DELAFIELD'schem Hämatoxylin. Beide Methoden vereinigt, lieferten eine gute Differenzierung der Gewebe, besonders da, wo mit dem Zahne gleichzeitig kleinere Stücke des Rostrums mitgeschliffen wurden.<sup>1)</sup> Im übrigen ließ ich die Schlitze ungefärbt und brachte sie durch die Alkoholreihe und Xylol in Kanadabalsam. Für manche Zwecke erwies es sich als vorteilhaft, die Schlitze trocken zu untersuchen.

Bei der Verarbeitung der jüngern Objekte mit dem Mikrotom boten sich ebenfalls mannigfache Schwierigkeiten dar. Von Dünnschnitten durch große Zähne der unter H und I genannten Objekte sah ich von vornherein ab, da die Bearbeitung zu große Umstände erfordert hätte, ohne der Sache dienlich zu sein. Die Zähne und Rostrumabschnitte der jüngern Stadien wurden in 70%igem Alkohol mit einer Beimischung von Salpetersäure entkalkt. Trotz großer Sorgfalt gelang die Herstellung von tadellosen Schnittserien selten, manchmal selbst dann nicht, wenn das Mikrotom auf 15–20  $\mu$  gestellt war. Dies gilt hauptsächlich von den Zähnchen des Stadiums G, weniger von den jüngern, obwohl auch da dünnes Schneiden nicht angebracht war. Dieselbe Erfahrung scheint der Verfertiger der Schnittserien durch die Objekte B, C, D von mir gemacht zu haben, denn auch seine Präparate sind von derselben Stärke. Die einzige Ausnahme bildet Objekt A, bei dem die Hartschubstanz noch so schwach ausgebildet war, daß ich in allen drei Richtungen 5  $\mu$  schneiden konnte, ohne vorher entkalkt zu haben. Leider mußte

---

1) Bei diesen weichen, bindegewebigen Organen ist die von KOCH'sche Versteinerung die einzige Methode, mit der man zum Ziel gelangen kann.



ich öfter die Erfahrung machen, daß die aufgewandte Mühe dem Erhaltungszustande nicht entsprach.

Die Einbettung erfolgte gewöhnlich direkt in Paraffin. Nur bei leicht zerbrechlichen Objekten wurde eine doppelte Einbettung in Photoxylin und Paraffin vorgenommen.

Die Schnittfärbung war gewöhnlich eine doppelte: Kernfärbung mit Hämatoxylin und Plasmafärbung mit Orange G, Eosin, Methyleneblau, Bismarckbraun oder Karmin. Bei gut konserviertem Materiale genügte auch eine einfache Tinktion mit Hämatoxylin. So sind z. B. die Schnitte des Objekts B behandelt. Stückfärbung wandte ich nicht an. Sie erschien aussichtslos, zeigte sich doch das alte Material gegen Schnittfärbung oft indifferent. Es war oft langes Vorbeizen mit Eisenammoniakalaun und darauffolgende Färbung mit Hämatoxylin notwendig, um einigermaßen bestimmte Tinktion zu erzielen. Die gelegentlich versuchte BIELSCHOWSKY'sche Färbung mit Silbernitrat scheint bei sorgfältiger Behandlung in histologischer Hinsicht gut brauchbare Präparate zu ergeben.

### Literarisches.

Wie ich bereits erwähnte, ist OWEN der erste, der in seiner „Odontography“ (1840—1845) den feinem Bau der Zähne am Rostrum von *Pristis* beschreibt. Es ist erstaunlich und für den Autor charakteristisch, mit welcher Genauigkeit und Schärfe er treffend seine Beobachtungen angibt. Ich kann mir daher nicht versagen, den ganzen Wortlaut seiner Veröffentlichung über die *Pristis*-Zähne hier wiederzugeben, zumal da die OWEN'sche Odontography in Deutschland ein wenig verbreitetes Buch zu sein scheint. Es hat mir den Eindruck gemacht, daß manche Autoren, die über *Pristis* etwas veröffentlicht haben, keine Kenntnis von OWEN's Ausführungen hatten. Er schreibt in seinem Textbände p. 20 unten:

...; this process is more completely ossified than any other part of the skeleton, and a series of deep alveoli is excavated in each of its lateral margins.

The teeth which are lodged in these sockets are elongated, compressed in the same plane as that of the body of the saw, and the margins converge to a sharp point, which is situated a little behind the axis of the tooth; the anterior border of the tooth is convex, but grows sharper towards the point; the posterior margin is concave or grooved, and the groove glides upon a corresponding

ridge which projects into the back part of the socket. The rostral tooth is solid, as shewn in the longitudinal section of the one figured in tab. 8, fig. 3; its base is slightly concave and porous, like the section of a cane, but the pores are finer and more numerous. The walls of the socket are formed by ossification of the rostral cartilage to the adequate extent; but as undue weight, under any circumstances, and especially at the fore end of the fish would be a cumbrous impediment to its motions, the intervening spaces between the sockets are hollow and filled with a gelatinous medulla. A large vascular canal traversed by branches of the facial artery, and of the second division of the fifth pair of nerves, and inclosed in a cellular and gelatinous tissue, runs parallel with the axis of the saw along the back part of the alveoli, and supplies the materials for the increase of the teeth, which are not shed and renewed like the maxillary teeth, but grow with the growth of the body by constant addition of fresh pulp-material progressively ossified at their base.

The structure of the rostral teeth of *Pristis* has the nearest resemblance to that of the maxillary dental plates of *Myliobates*; they are traversed throughout by medullary canals which run parallel to each other and to the axis of the tooth; but they exhibit more frequent anastomoses and dichotomous sub-divisions than in *Myliobates*. The diameter of the medullary canal is  $\frac{1}{100}$ th inch, and their interspaces  $\frac{1}{50}$ th of an inch near the base of the tooth; they are surrounded by concentric laminae which increase in number as the canals approach the apex of the tooth. The calcigerous tubes are characterized by their frequent branching and inosculation; the branches go off generally at right angle to the trunk, which they nearly equal in size; these quickly anastomose and again send off smaller branches which similarly anastomose with others of corresponding size, until the terminal tubes are, for the most part, lost in a series of minute calcigerous cells which form the boundaries of the system of calcigerous tubes developed from each medullary canal. Some of the terminal tubes of contiguous systems anastomose across this boundary. Each of the systems of calcigerous tubes represents a separate denticle, of a prismatic figure, exhibiting in transverse section generally a more or less regular hexahedron. Towards the point where two contiguous medullary canals inosculate the terminal calcigerous tubes of each system to begin exhibit more frequent anastomoses, and the boundary line is thus gradually obliterated: the letters a, b and c, tab. 9, fig. 2, exhibit two systems

of calcigerous tubes blending together near the point where the two contiguous medullary canals were about to inosculate.

The reticulate arrangement of the calcigerous tubes is more, and the radiated one less, conspicuous in the rostral teeth of *Pristis* than in the teeth of any other species which I have yet examined. The diameter of the calcigerous tubes at their origin is  $\frac{1}{6000}$ th of an inch, their terminal branches may be traced to the minuteness of  $\frac{1}{20000}$ th of an inch.

In the embryo of a *Pristis* six inches long, to which the umbilical chord was still attached, I found a series of depressions in the skin along the margins of the rostral prolongation corresponding in number and relative position with the future teeth; and at the bottom of each of these dermal follicles, there was a papilla which formed the apex of a pulp, whose base had already begun to penetrate the cartilaginous plate of the rostrum. The pulp had the usual dense and unyielding external „membrana propria“, and its apex was covered by a continuation of the tegumentary follicle of extreme thinness, but there was no true capsule or enamel organ. The calcareous particles had not begun to be deposited in the tissue of the pulp.

The teeth of the young specimen, of which the head and saw are figured in tab. 8, fig. 1, were fully calcified, and except that the number of medullary canals were fewer, and the deportment of the calcigerous tubes greater, they were in every respect miniature resemblances of the teeth of the full grown fish, such as are figured of the natural size at tab. 8, fig. 3 and 4.

Diese in den Einzelheiten der Beobachtung überall zutreffenden — wenn auch hinsichtlich ihrer Deutung mancher Änderungen bedürftigen — Ausführungen begleitet OWEN mit einer Reihe sehr schöner und genauer Abbildungen. Besonders die figg. 3 u. 4, tab. 8 und fig. 2, tab. 9 sind als bemerkenswert hervorzuheben.

In der GIEBEL'schen Odontographie (1855) werden die Zähne am Rostrum von *Pristis* ebenfalls kurz erwähnt:

„Er besitzt . . . in dem sägeartig verlängerten Schnauzenteil jederseits eine Reihe eingekeilter, schlank und stark komprimierter kegelförmiger Zähne, deren Vorderrand abgerundet, deren hinterer eine entsprechende Längsrinne hat. Zur Hälfte ihrer Länge stecken sie in den Alveolen.“

Zuletzt kommt er auf die Verschiedenheiten der Zähne bei den einzelnen Arten zu sprechen.



CHARLES TOMES, dessen „Manual of dental anatomy etc.“ mir leider nicht im Original, sondern nur in der deutschen Bearbeitung von HOLLÄNDER (1877) vorlag, erwähnt den eigentümlichen Bau der rostralen Zähne von *Pristis* an verschiedenen Stellen, zuerst bei der Schilderung der Zahngewebe, wo er in den Zähnen das Vasodentin (OWEN) vorfindet, das er mit einer Abbildung von *Myliobates* beschreibt. Er kommt dabei zu Ergebnissen, wie sie vor ihm schon OWEN geschildert hat. Er erwähnt die polygonale Struktur des Zahnbeines auf Querschliffen, die Anastomosen der Kanäle und sagt dann:

„Wenn durch den Gebrauch die Oberfläche des Zahnes abgeschliffen wird, so würden die Enden der senkrechten Pulpakammern offen gelegt werden, wenn sie nicht durch Ablagerung eines durchsichtigen homogenen Gewebes ausgefüllt würden, eines Gewebes, das analog ist demjenigen, welches die HAVERS'schen Kanäle wie in der Sprosse eines sich abstoßenden Geweihes [?] schließt.“

In einer ältern Arbeit nennt er das beim Sägefisch vorkommende Dentin „Vasodentin“ in seiner einfachsten Form.

„Ein zentraler Kern von Vasodentin bildet die große Masse des Zahnes, nach außen davon kommt eine dünne Lage harten Dentins, in welchem alle Zahnkanälchen im rechten Winkel zur Oberfläche verlaufen, doch entspringen sie alle von einzelnen Pulpakammern her und nicht etwa aus einer einzigen größeren Pulpahöhle. Die äußerste Lage ist durchsichtig und wird Vitrodentin genannt, kann aber auch eine dünne Lage von Schmelz sein. Die Ähnlichkeit der Pulpakammern im Vasodentin mit den HAVERS'schen Kanälen im Knochen ist eine außerordentlich große.“

An anderer Stelle fährt er dann fort:

„Die Haut- oder Rostralzähne, wie sie zuweilen genannt werden, fallen nicht ab und werden nicht erneuert, sondern wachsen von einer persistierenden Pulpa aus. In bezug auf ihre Struktur ähneln sie den Zähnen von *Myliobates*, d. h. sie bestehen aus parallelen Dentikeln, in deren Mitte eine Pulpahöhle oder ein Medullarkanal sich befindet. Wir wissen nicht, welchen Gebrauch der Fisch von dieser bewaffneten Schnauze macht, aber die Rostralzähne sind für den Odontologen von Wichtigkeit, erstens, weil sie Hautgebilde sind, deren Struktur identisch ist mit wirklichen Zähnen von einem andern Hai [?], von *Myliobates*, zweitens, weil sie eingekeilt sind, was keineswegs bei Fischen vorkommt, und drittens, weil sie aus



persistierenden Pulpen hervorwachsen, was ebenfalls bei Fischen sonst nicht der Fall ist.“

HILGENDORF weist in seinen „Bemerkungen“ (1888) ebenfalls auf die Abweichung der *Pristis*-Zähne gegenüber den Zähnen anderer Fische hin. Er will sie zu den Flossenstacheln gestellt haben, da die Lage außerhalb des Mundes, die tiefe Einsenkung in das darunterliegende Gewebe, das stetige Wachstum und das Fehlen des Zahnwechsels diese Vermutung rechtfertige. Er erkennt die Abnutzung bei ältern Zähnen und findet ein fasriges Dentin von geringer Härte, das sich mit dem Messer bequem schneiden läßt. Als besonders auffallend erwähnt er die für Zahndentin ganz ungewöhnliche Einstreuung eines körnigen Pigments auf der Oberseite des Zahnes.

JAEKEL (1890) ist es in seinen Ausführungen in erster Linie um den Unterschied zwischen *Pristis* und *Pristiophorus* zu tun. Er stellt zunächst fest, daß die *Pristiophorus*-Zähne viel lockerer im Rostrum sitzen als die in tiefen Alveolen solide eingelassenen Zähne von *Pristis*. Sie wachsen in diesen Alveolen immer nach, sind also nicht Hautzähne, sondern gemäß ihrer Entwicklung und histologischen Beschaffenheit den Flossenstacheln der Haie<sup>1)</sup> gleichzustellen. Auch den Unterschied in der Verteilung der Zähne auf dem Rostrum berührt er und kommt schließlich auf das den Zahn bildende Dentin zu sprechen, in dem er als besonders charakteristisch die großen anastomosierenden Kanäle und die von ihnen ausstrahlenden Dentinröhrchen erkennt. Die weichen Teile der Rostralzähne nennt er Vasa, da sie einer echten Pulpa nicht gleich seien. Nur an der Spitze des Zahnes könne man von einer Pulpa reden, weil da ein einziges Vas dominiere. Er zieht aus dieser Wahrnehmung zuletzt den Schluß, daß die Zähne mit echter Pulpa aus solchen mit Vasa phylogenetisch abzuleiten seien.

An dieser Stelle muß ich die kurze Bemerkung über *Pristis*-Zähne einflechten, die in den „Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft“ Berlin 1892, p. 147 enthalten ist. Es heißt da:

„Herr Prof. SPENGEL demonstrierte Schnitte (Quer-, Sagittal- und Frontal-) durch die Säge von *Pristis*-Embryonen und wies an

---

1) JAEKEL wußte damals (1890) noch nicht, daß die Flossenstacheln in der Tat echte Hautzähne sind. Die Arbeiten von MARKERT, RITTER u. a. sind erst in spätern Jahren erschienen.

denselben nach, daß die Zähne derselben echte Zähne sind. An ihrer Bildung beteiligt sich ein wohl entwickelter Schmelzkeim, der aber keinen Schmelz zu erzeugen scheint. Das Dentin ist von zahlreichen parallelen Röhren durchzogen, in welche die an der Oberfläche der Pulpa gelegenen Odontoblasten ihre Fortsätze entsenden. Später wird der Bau kompliziert (vgl. JAEKEL etc. und HILGENDORF etc.).“

MARKERT (1896) kommt am Schlusse seiner Arbeit bei Gelegenheit der Erörterung seiner histologischen Befunde auch kurz auf die *Pristis*-Zähne zu sprechen. Er erkennt bei ihnen die Teilnahme von Fasern bei der Hartsubstanzbildung. Im Gegensatz zu HILGENDORF kann er in dem Vorhandensein von Pigment in den rostralen Zähnen von *Pristis* nichts Besonderes finden, da dieses auch in den Placoidschuppen und in den Flossenstacheln zu finden ist. Auf Grund dieser Betrachtung glaubt er die Ansicht aussprechen zu müssen, daß die Rostralzähne den Flossenstacheln gleichzustellen und wie diese echte Hautzähne sind.

PAPPENHEIM (1905) endlich hebt hauptsächlich die biologische Funktion des Rostrums mit den Zähnen hervor und spricht diese ebenfalls als Flossenstacheln an. Sie sitzen im Gegensatz zu *Pristiophorus* in Alveolen sehr fest; sie splittern höchstens aus oder brechen an der Spitze ab. Ein Ausfall scheint ihm nur ganz ausnahmsweise bei sehr großen Rostra vorzukommen.

Der Vollständigkeit halber will ich hier noch der systematischen Werke von DUMERIL (1865) und A. GÜNTHER (1870) Erwähnung tun. Ihre Angaben beschränken sich naturgemäß auf Systematisches, lassen aber öfter an Genauigkeit zu wünschen übrig. Auf Näheres hier einzugehen ist nicht am Platz.

### Der alte Zahn.

Wenn ich hier eine Beschreibung des ausgewachsenen Zahnes trotz der bisher vorhandenen — vorstehenden — Angaben bringe, so geschieht das hauptsächlich deshalb, weil diese, obwohl manchmal recht eingehend, doch nicht vollständig sind, sich zum Teil vielmehr gegenseitig ergänzen.

Der von mir untersuchte Zahn ist einem Rostrum entnommen, das ich vorstehend unter den Objekten J genannt habe. Es ist eines jener ohne Zuhilfenahme eines Konservierungsmittels getrockneten Objekte, wie man sie in Museen und im Handel als Schaustücke so oft sieht. Ich habe es als *Pristis antiquorum* zugehörig

bestimmen können. Es ist mit 35 großen Zähnen (rechts 18, links 17) bewaffnet, die in der Mitte und am Ende am mächtigsten entwickelt sind. Um einen dieser Zähne betrachten zu können, wurde er mit ziemlicher Mühe aus dem Rostrum ausgebrochen, was jedoch nicht ohne Bearbeitung der ihn umgebenden Teile mit einem starken Messer und einer Knochensäge möglich war. — Der Zahn sitzt in einer tiefen Alveole, deren Wände aus jenem vorher erwähnten, mit Kalksalzen imprägnierten Knorpel — nicht, wie OWEN und andere Zeitgenossen behaupten, Knochen — bestehen. Auf der Hinterseite dieser Alveole zeigt sich entsprechend der Gestalt des Zahnes auf seiner Vorderfläche eine Vorwölbung des einschließenden Knorpels in die Alveole. Der Zahn selbst ist 10,4 cm lang, 4,5 cm stecken in dem Rostrum. Die in Fig. 20, Taf. 3 mit *f* bezeichnete Linie bedeutet die Grenze des frei herausragenden Teiles. Seine Dicke beträgt an seinem stärksten Teile 8—9 mm, die Breite 15 mm. Der größte Abschnitt ist ungefähr gleichmäßig dick, das Ende jedoch läuft in eine scharfe Spitze aus, nach der zu sich die vordere Kante zu einer scharfen Schneide zuspitzt. Die Achse des Zahnes ist, wie auch OWEN angegeben hat, etwas ventralwärts gekrümmt, seine obern und untern Flächen liegen der Horizontalen nicht unmittelbar auf. Die hintere, dem Körper zugewandte erscheint als eine Hohlkehle, doch sind die Ränder dieser nicht scharf, wie überhaupt die Kehle nicht tief ist. Die Querschnitte durch den Zahn (Fig. 2 u. 3) zeigen diese Verhältnisse klar.

An dem Zahne kann man zwei Teile unterscheiden. Der vordere ist durchsichtig und erscheint ziemlich homogen, der hintere, etwa von der Linie *g* (Fig. 1, Taf. 3) ab, präsentiert sich anders. Er ist matter, weiß, weich, seine Substanz gleicht mehr einem fasrigen Holze und zeigt in der Längsrichtung leichte Rillen auf der Oberfläche. In dem vordern Abschnitt läßt sich eine starke Abnutzung der Substanz erkennen. Ihre Spuren sind kleine Kratzer, die unter einem ziemlich gleichmäßigen, spitzen Winkel zur Achse des Rostrums verlaufen wie Fig. A, die allerdings

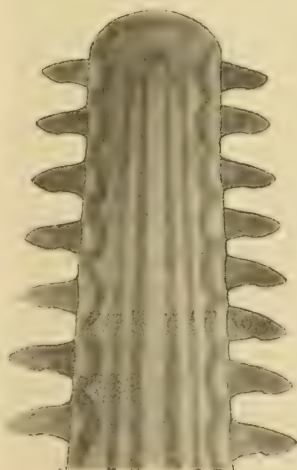


Fig. A. *Pristis cuspidatus*.  
Endabschnitt des Rostrums. 1 : 1.



ein anderes Stadium abbildet, zeigt. Sie gehen von der Hinterkante des Zahnes bis an die Vorderseite in schiefer Richtung. Die Abnutzung ist an der Spitze am stärksten und hat dort zur Folge, daß diese oft schlank ist und sich etwas gegen die mehr basalen Teile absetzt.

Man kann an dem ausgebrochenen Zahne die Ober- und die Unterseite ohne weiteres auch an der Färbung erkennen. Die erstere erscheint schmutzig, während die ventrale gleichmäßig weiß ist. Auf einem Querschnitte ist denn auch auf der Oberfläche eine starke, dunkelgefärbte Schicht im Zahnbeine zu erkennen, die durch ein schwarzes Pigment hervorgerufen wird. HILGENDORF hat es bereits erwähnt. Sie ist in der Mitte am dicksten — ungefähr  $1\frac{1}{2}$  mm stark — und verläuft nach beiden Seiten allmählich. Infolge der Abnutzung des vordern Zahnabschnitts ist sie nur bis etwa zur Linie *g* (Fig. 1. Taf. 3) zu konstatieren. Vorgreifend möchte ich erwähnen, daß sie bei jungen unbeschädigten Zähnen auch an der Spitze vorhanden ist. Nähere Aufschlüsse kann die makroskopische Untersuchung natürlich nicht geben.

Ein Querschnitt durch den untern Teil des Zahnes überrascht zunächst dadurch, daß man keine gleichmäßige Schnittfläche erblickt. Es sind zahllose runde Löcher, fast mikroskopisch klein, auf der Schnittfläche zu sehen, Querschnitte durch eine große Menge enger Kanäle, die voneinander durch Hartsubstanz getrennt sind. Der Querschnitt bietet das Bild eines Siebes oder, wie OWEN äußerst treffend sagt, eines Schnittes durch einen Rohrstock, nur daß die Poren zahlreicher und kleiner sind. Der Inhalt der Kanäle ist bei unserm Objekt vertrocknet, es sind also Hohlräume. — Ein Querschnitt, den man mehr distal durch den Zahn legt, erscheint viel homogener. Schon bei der Herstellung desselben bemerkt man an dem Widerstand gegen die Bearbeitung die größere Dichte des Zahnbeines, und die Schnittfläche entfernt sich in ihrem makroskopischen Aussehen weniger von dem gewöhnlichen Dentin.

Die mikroskopische Untersuchung lehrt uns die genauern Verhältnisse. Wie OWEN und spätere Forscher richtig angegeben haben, ist in dem Innern des fertigen Zahnes keine einheitliche Pulpahöhle vorhanden. Dessen Substanz wird vielmehr von mächtig entwickeltem Dentin gebildet, das allenthalben von weiten Röhren durchzogen wird. OWEN nennt es vascular dentine (Vasodentin). Die Röhren durchziehen häufig sich verzweigend und anastomosierend den Zahn bis an die Spitze. Bei abgenutzten Zähnen endigen sie z. T. frei



an der Oberfläche. Das betone ich im Gegensatz zu CH. TOMES, der für die Endigungen der Röhren eine diese von der Luft abschließende Kittsubstanz annimmt. Eine solche ist nach meinen Befunden nicht vorhanden, und ich wüßte auch nicht, wo sie herkommen sollte. — Die oben erwähnten Verhältnisse an den distalen Querschnitten sind auf die große Feinheit der Gefäße<sup>1)</sup> in diesen Zahnabschnitten zurückzuführen. Bearbeitet man den Zahn mit der Tendenz, ihn zu spalten, mit einem starken Messer, so setzt das Zahnbein, wie auch HILGENDORF bereits gefunden, besonders das der proximalen Teile, den Bemühungen wenig Widerstand entgegen. Sie gleichen in ihrem Verhalten einem spröden Holze. Die oberflächlichen Schichten lassen sich wie dieses splintern und in kleinern oder größern Bändern abreißen. Die Spitze ist spröder und springt beim Spalten unregelmäßig.

Die mikroskopischen Beobachtungen geschahen an Längs- und Querschliffen, die mittels v. KOCH'scher Versteinerungsmethode hergestellt waren. Schon solche in der basalen Gegend zeigen uns die Vasa in großer Anzahl. Ihre Wände sind dort ungefähr von der Stärke, die der Durchmesser des Lumens beträgt. Nach der Spitze hin nimmt die Zahl der Kanäle bedeutend ab und die Masse der Wandungen gleicherweise zu, so daß dort mehr Zahnschubstanz als Hohlräume vorhanden ist. Von den Vasa gehen zahllose feine Röhren aus, deren Verlauf man jedoch schlecht verfolgen kann, da die Schliffe reichlich dick sind. Soviel ist jedoch zu sehen, daß sie sich baumartig verästeln. Diese Verzweigungen werden nach der Spitze zu immer komplizierter, da das Lumen der Dentinröhren feiner wird und sie sich infolge der größern Masse der Zahnschubstanz weiter und reicher in Form und Größe entwickeln können. Die Vasa der Pigmentzone sind zahlreicher als in einem andern Teile des Zahnquerschnitts und scheinen von einer breiten Zone feiner Pigmentkörnern umgeben. Wo diese Körner liegen, ob in den Wandungen der Röhren oder in diesen selbst, konnte ich leider bei diesem Objekt nicht feststellen.

Sehr in die Augen fallend ist die bereits von OWEN erwähnte Struktur des Zahnes. Er erscheint aus kleinen 5- oder 6seitigen Prismen zusammengesetzt, in deren Mitte je ein Vas hinzieht. Die von dem genannten Forscher angenommene Bildung des Zahnes aus „denticles“, wie er sie nennt, ist natürlich nicht zu halten. Sollte

1) Man vergleiche die Maßangaben OWEN's, p. 58, 59.

er damit nur ausdrücken wollen, daß jedes „Prisma“ für sich die Struktur wie ein „Zähnen“ aufweist, so ließe sich dagegen kaum etwas einwenden. Wenn aber gesagt sein soll, der Rostralzahn sei durch Verschmelzung zahlreicher solcher „Zähnen“ entstanden, so ist das unzweifelhaft nicht zutreffend, schon weil die „Prismen“ sich nicht isoliert durch den ganzen Zahn, von der Basis bis an die Spitze erstrecken, sondern durch zahlreiche Anastomosen miteinander zusammenhängen und selbst, entsprechend dem netzartigen Verband der Vasa, ein Netzwerk darstellen. Die Verhältnisse in dieser Hinsicht sind übrigens an verschiedenen Stellen des Zahnes nicht immer dieselben. Die prismatische Struktur ist an den wenigsten Stellen zu konstatieren und auch meist nur bei stark abgeblendetem Lichte. — Ein Querschnitt, den man ungefähr da durchführt, wo der Zahn das Rostrum verläßt, zeigt erhebliche Abweichung gegen den an der Basis geführten. Die Pigmentzone ist zwar dieselbe geblieben, ebenso ungefähr die Zahl der Vasa, die Wandungen dieser sind aber auf Kosten des Lumens sehr viel dicker geworden. Infolgedessen sind die Dentinröhrchen, die von ihnen ausgehen, verzweigter, komplizierter. Besonders sind vielfache Anastomosen der einzelnen Röhrchensysteme zu bemerken. Trotz dieser durch die erhöhte Anzahl der Dentinröhrchen bedingten Vermehrung der Hohlräume erscheint die Zahnschubstanz homogener und fester.

Von jedem Vas aus erstreckt sich ein System von Dentinröhrchen. Gegen die Systeme benachbarter Vasa erscheint dasselbe durch den erwähnten, mehr oder minder regelmäßigen, polygonalen Kontur abgegrenzt. Dieser entsteht dadurch, daß dort die feinen Ausläufer der Dentinröhrchen der verschiedenen Vasa anastomosieren und sich in eine Menge feinsten Ästchen ausbreiten. Das komplizierte Bild, das sich dem Auge unter dem Mikroskop bietet, erinnert lebhaft an labyrinthisch verzweigte Bäume, die nebeneinander und Krone an Krone aufeinander ihre feinen Ästchen verflechten und durch ihre feinsten Zweiglein untereinander anastomosieren.

Nach der Spitze des Zahnes zu nehmen die Vasa an Zahl bedeutend ab. Diese Tatsache hat JAEKEL zu der Behauptung veranlaßt, es dominiere an der Spitze ein einziges Vas. Ich möchte hier ausdrücklich hervorheben — um dieser Behauptung, die als eine Bestätigung der OWEN'schen Ansicht gelten könnte, entgegenzutreten —, daß dies beim ausgewachsenen Zahne niemals der Fall ist. Dieser ist immer abgeschliffen. Seine Gefäße treten frei an die Oberfläche. Wie sich jugendliche und noch unfertige Zähne in

dieser Beziehung verhalten, werden wir später sehen. — Die Dentinröhrchen des vasärmern Spitzenteiles sind reicher differenziert, ihr System komplizierter entwickelt. Ihre letzten Ausläufer sind viel feiner als die der untern oben geschilderten Partien. Das Zahnbein gewinnt, wie schon erwähnt, hierdurch ein homogenes Aussehen, ist auch in der Tat dort härter und spröder. Es scheint selbst infolge starker Insulte nicht zu splintern.

Zum Schlusse dieses Kapitels will ich noch auf die feinere Struktur der Hartsubstanz eingehen. Innerhalb jedes der polygonalen Felder ist bei stärkerer Vergrößerung noch eine feine Zusammensetzung des zwischen den Dentinröhrchen liegenden Zahnbeines zu beobachten. Man bemerkt darin hier und da schwache, vieleckige oder auch rundliche Konturen, die nichts mit den Dentinröhrchen zu tun haben. Es sieht fast so aus, als lägen kleine Prismen oder Säulchen in dem Zahnbeine. Sie sind oft in größerer Menge beisammen zu sehen, manchmal aber auch, wohl infolge der Beschaffenheit des Schliffes, nicht so deutlich zu konstatieren. Auf Längsschliffen, die man aus erklärlichen Gründen nicht in großer Ausdehnung anfertigen kann, sind sie deutlicher zu verfolgen. Es sind strangähnliche Gebilde, die sich in der Richtung der Längsachse des Zahnes erstrecken. Man erkennt sie unschwer als Faser- oder Fibrillenbündel, die in der Hartsubstanz liegen und mit ihr zusammen das Dentin bilden. Vermutlich sind sie unverkalkte Bindegewebsfasern. Sie verleihen dem Zahnbeine des Rostralzahnes jenes fasrige Gepräge, das dafür so charakteristisch ist. Man findet sie bei keinem andern Zahne in dieser Masse und Ausbildung. HILGENDORF hat in seiner sehr treffenden „Bemerkung“ schon darauf hingewiesen. Ich kann das dort in dieser Beziehung Gesagte in jeder Richtung bestätigen. Auch MARKERT hat HILGENDORF's Befunde und Angaben bestätigt. Er fand, allerdings in geringerem Maße, beim Flossenschachel ähnliche Verhältnisse. Infolge dieser histologischen Beschaffenheit zeigt der Rostralzahn jene Zähigkeit, die eine Splitterung oder Berstung verhindert und die bewirkt, daß sich der Zahn gleichmäßig, quasi von Faser zu Faser, abnutzt. Dem entspricht auch völlig die biologische Funktion. Näheres werden wir bei den jüngern Stadien erfahren.

### Spät embryonale Zähne.

Es wird sich in diesem Abschnitt zunächst um die unter H, G, F genannten Objekte handeln, deren Zähne mehr oder weniger aus



dem Rostrum herausragen. Die ältesten unter ihnen, trocken konservierte aus der Sammlung des Instituts, haben wohl schon freilebenden Tieren angehört, die jüngern stammen von Embryonen. Erstere bieten bei der Untersuchung wenig mehr, als von dem alten Zahn gesagt ist. Ich habe mich daher in der Beschreibung auf das Objekt G, *Pristis cuspidatus*, beschränkt, große Embryonen, die durch ihre Konservierung und ihr Entwicklungsstadium hauptsächlich zur Untersuchung geeignet sind.

Die Zähnchen der vordern Abschnitte des Rostrums ragen ca. 6 mm heraus. Am Grunde der Säge sind sie sehr viel kleiner und plumper. Zwischen beiden Formen sind alle Übergänge zu finden. Charakteristisch für die Art, die danach ihre Namen (*Pr. cuspidatus*, *semi-sagittatus*) erhalten hat, ist das Vorhandensein eines

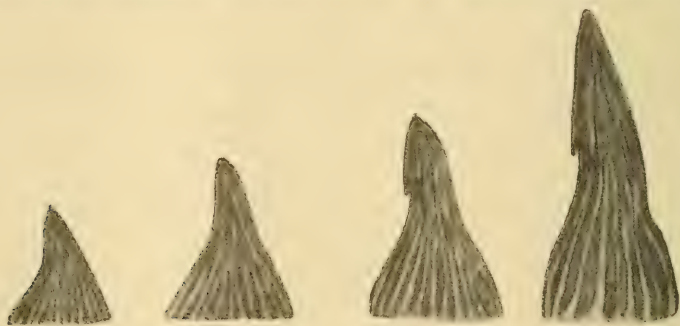


Fig. B.

Rostralzähne von *Pr. cuspidatus*. 6:1.

hakenförmigen Fortsatzes am hintern Rande. Dieser fehlt den Zähnen am Grunde völlig. Die beigegegebene Textfig. B wird den Unterschied erläutern. Der kleinste Zahn ist der hinterste, der größte einer beliebigen Stelle des vordern Teiles entnommen. Gemeinsam ist allen die sehr solide Befestigung im Rostrum. Die Wurzel ist im Verhältnis zur Gesamtgröße des Zahnes breit, aber nicht sehr lang,

Zur Untersuchung fertigte ich zunächst einige Totalpräparate an, die in Xylol und Kanadabalsam aufgehellt wurden. Die Textbilder sind danach, etwas schematisiert, hergestellt.

Die Befestigung des Zahnes ist hier etwas verschieden von derjenigen, die wir beim alten Zahne kennen gelernt haben. Die Basis sitzt auch hier in einer aus polygonalen Blöcken verkalkten Knorpels bestehenden Mulde. Diese ist jedoch nicht so stark an ihren Rändern



erhöht, wie wir es bei der tiefen Alveole des ausgewachsenen Zahnes von *Pristis antiquorum* konstatieren konnten. Es handelt sich dabei nicht etwa um Alters-, sondern um Artunterschiede. Bei *Pr. cuspidatus* sitzt der Zahn auch im ausgewachsenen Stadium in einer flachen Mulde und hat eine schmale, dafür aber sehr lange Basis, was ihm eine starke Befestigung im Rostrum gibt. Bei den Zähnen von *Pristis antiquorum*, *zysron* etc., kurz bei solchen, die einen mehr kreisförmigen Querschnitt aufweisen, wird eine ebenso solide Befestigung der Zahnwurzel durch eine sehr tiefe Alveole erreicht, deren Ränder sich bis dicht unter die Haut erstrecken (vgl. Fig. 6, Taf. 4). Mulde wie Alveole bestehen aus dem erwähnten polygonal verkalkten Knorpel. Bei den jüngern Stadien ist dieser noch nicht allenthalben mit Calciumsalzen imprägniert, vielmehr noch an vielen Stellen hyalin.

Die äußere Form des Zahnes bei *Pr. cuspidatus* ist die eines dorsoventral stark zusammengedrückten, unregelmäßigen Kegels. Die Spitze und ihre Ränder sind scharf. Die Verbreiterung nach der Basis hin geht zunächst allmählich vor sich, gegen das proximale Ende vollzieht sie sich etwas rascher. Der Zahn erscheint im durchfallenden Lichte gleichmäßig durchsichtig. Die Hauptmasse besteht aus jenem beim alten Zahn erwähnten OWEN'schen Vasodentin. Seine Gefäße sind jedoch nur in geringer Anzahl vorhanden. Sie bilden ein netzartiges System mit mannigfaltigen Übergängen und Anastomosen. Nach der Spitze hin nehmen sie an Zahl und Weite ab. In den hakenförmigen Fortsatz auf der hintern Kante treten sie nicht ein, dieser ist ganz massiv. Ihr Inhalt ist infolge der mangelhaften Konservierung verdorben. Ich bin daher auf die geringen Reste angewiesen, die eine bestimmte Aussage nicht zulassen.

Eine anscheinend geringfügige Eigentümlichkeit der Vasa gegen die Spitze hin, die sich hier wesentlich anders verhalten als beim alten Zahn, nimmt unser Interesse in Anspruch. Auf diesem Stadium ist dort in der Tat eine einzige Gefäßschlinge vorhanden, wie es JAEKEL und TOMES fälschlicherweise für den erwachsenen Zahn behauptet haben. Eine starke Zahnbeinschicht trennt das Gefäß an der Spitze noch von der Oberfläche, während, wie wir oben gesehen haben, bei dem fertigen Zahn die Vasa dort offen endigen. Diese Schicht bildet bis in die Basis hinein eine periphere Rinde, in der sich keine Gefäße finden. Jedoch besteht zwischen dem von Vasa durchsetzten Kern und ihr keine Grenze. In ihr unterscheidet sich die äußerste Schicht von den innern. Erstere ist relativ dünn

und erscheint unter dem Mikroskop stark lichtbrechend. An der Spitze des Zahnes ist sie am dicksten. Nach der Basis hin nimmt sie allmählich ab und ist dort auf Querschnitten, besonders wenn diese stark gefärbt sind, nicht immer zu unterscheiden. Sie bedeckt die innern Schichten wie eine Kappe. Ihre Grenze nach der Basis hin ist nicht einwandfrei festzustellen, wahrscheinlich bedeckt sie während der embryonalen Periode den größten Teil des Zahnes. Über die Struktur des sie bildenden Zahnbeines ist zu bemerken, daß es keine Dentinröhrchen wie das darunterliegende aufweist. Nur vereinzelt und nie ganz einwandfrei nachgewiesen sind ähnliche Gebilde zu beobachten. Sie scheinen sich von den innern Schichten in sie hineinzuverstrecken. Durch diesen Mangel an Einschlüssen erscheint die Kappenschicht ganz homogen und unterscheidet sich dadurch gewöhnlich von dem Dentin der innern Teile des Zahnes. Nach allen diesen Merkmalen zu urteilen, glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich sie als „Vitrodentin“ (RÖSE) anspreche. Dieses findet sich häufig bei Fischzähnen als äußerste dünne Deckschicht. Es ähnelt etwas dem Schmelz, ist aber nicht ectodermaler Herkunft. Bei schwacher Färbung bleibt es gewöhnlich heller als anderes Dentin, bei intensiver nimmt es aber gleich diesem die Farbe stark auf und ist dann davon schlecht oder gar nicht zu unterscheiden.

Die nicht ganz einfachen Verhältnisse im Bau des Zahnes von unserm Stadium werden besonders klar auf Querschnitten, die man in verschiedener Höhe durch den Zahn legt. Bei einem Schnitt nahe der Basis fällt vor allem die recht erhebliche Anzahl der Gefäße auf, die einen großen Teil davon einnehmen. Sie haben meist rundlichen Querschnitt. Das ihre Wandungen bildende Dentin läßt dieselbe fasrige Struktur erkennen, wie wir sie beim alten Zahn beobachtet haben. Die Anteilnahme von groben Fasern an der Hartsubstanzbildung ist auch hier klar und deutlich.

Eine neue Erscheinung bietet indessen das den Vasa unmittelbar anliegende Dentin dar. Während sich die Hauptmasse des Zahnbeines mit Hämatoxylin sehr intensiv färbte, haben die konzentrisch um die Vasa herumliegenden Teile die Färbung weniger angenommen, so daß eine dünne hellere Zone um jedes Vas herum vorhanden ist. Es dürfte dies junges, vielleicht noch nicht vollständig verkalktes Zahnbein sein. Wenig andere Verhältnisse weist das Bild des Querschnittes auf, den man mehr distal, etwa da durch den Zahn legt, wo dieser das Rostrum verläßt. Die Zahl der Vasa

hat sich verringert, und ihr Lumen ist enger; entsprechend ist die Masse der Hartsubstanz viel größer geworden, so daß sie überwiegt. Besonders ist auch die größere Dicke der peripheren Rindenschicht zu konstatieren, die keine Vasa enthält. An diese schließt sich nach außen die oben erwähnte, dünne Schicht an, die sich bei schwacher Färbung von dem darunterliegenden Dentin abhebt, die Kappe aus Vitrodentin (Röse). Sie wird noch deutlicher auf einem Schnitt durch den Zahn, den man etwas unterhalb der Spitze durchlegt. Dort ist nur eine Vasschlinge vorhanden. Um diese herum liegt das Röhrchenzahnbein des Kernes und der Rinde. Daran schließt sich nach der Oberfläche die in diesem Bereiche ziemlich dicke, einschlußlose Vitrodentinschicht.

Pigment, wie wir es beim alten Zahne in konzentrischen Zonen fein verteilt um die Vasa herum im Dentin der dorsalen Zahnteile gefunden haben, liegt bei diesem jungen Stadium meist in diesen selbst. Man bemerkt in ihnen eine große Anzahl schwarzbrauner Pigmentkörner von jeder Größe und Gestalt, die meist den Wänden direkt anliegen. Sie sind rund, gewöhnlich aber länglich oder sternförmig; oft in kleinen Häufchen zu dreien oder vierten, gewöhnlich aber einzeln gelagert. An der Basis des Zahnes sind sie nicht so häufig in den Vasa anzutreffen wie in der Mitte und gegen die Spitze zu. Ihre Anwesenheit erstreckt sich jedoch nicht allein auf das Innere der Vasa, vielmehr liegen sie in geringer Anzahl auch im Dentin und zwar in den äußersten Schichten des Kernzahnbeines an der Grenze des Rindenzahnbeines. Es war mir nicht möglich, ihre Lage in bezug auf die Dentinröhrchen, ob außerhalb oder in denselben, festzustellen und noch weniger, ob sie in den Dentinröhrchen nach ihrer Bestimmungsstelle, konzentrisch um die Gefäße, wandern. Es sind relativ große Pigmentkörner, die im embryonalen Zahne gefunden werden. Diejenigen im alten Zahne sind dagegen sehr klein und dichter gelagert. Ich stimme mit MARKERT darin überein, daß in der hauptsächlich dorsalen Lagerung des Pigments nichts Sonderbares gefunden werden kann. Die Pigmentierung entspricht auch hier wie im ganzen übrigen Körper der belichteten Seite. Bei den größern Embryonen (Objekt H) ist dieser auf der Oberseite ganz augenfällig dunkel, während Bauch und Seiten weiß sind. Übrigens kommt dunkles Pigment auch anderwärts, wenn auch nicht in dieser Menge, vor. In geringen Spuren findet man es in allen Gefäßen der Zähne am Rostrum.



Ungefähr auf dem gleichen Stadium wie die vorher erwähnten 4 Embryonen von *Pr. cuspidatus* befindet sich Objekt F, *Pr. zysron*, von dem kleine Stücke früher im Zoologischen Institut in eine leider sehr unvollständige Horizontalschnittserie zerlegt worden sind. Es ist in der Zahnform und einigen histologischen Punkten von Bedeutung, indem es nämlich besonders klar die Teilnahme des Bindegewebes an der Zahnbildung zeigt. Wie ich bereits erwähnte, ist die Form der Zähne bei den verschiedenen *Pristis*-Species verschieden. Dieses Objekt unterscheidet sich von *Pr. cuspidatus* dadurch, daß die Zähne viel weniger abgeplattet sind. Der Querschnitt ist annähernd kreisrund. Der Zahn ist relativ viel länger und schlanker. Er mißt 1,35 cm, etwa zur Hälfte ragt er aus dem Rostrum heraus. Die basale Hälfte steckt in einer tiefen Knorpelalveole, ähnlich wie wir es bei *Pr. antiquorum* gesehen haben. Eine starke Bindegewebsschicht verbindet sie seitlich mit der Knorpelwandung. Auch an der Basis ist eine ähnliche solche vorhanden. Diese letztere steht mit der Hartsubstanz in engster Beziehung. Die Struktur dieser fasrigen Bindegewebe ist verschieden. Das dem Zahne seitlich anliegende ist feinfasrig, das an der Basis besteht aus stärkern Fasern. Diese vereinigen sich zu dicken Bündeln und legen sich um die Dentinbalken herum, die die Wandungen der Gefäße bilden (Taf. 4, Fig. 7). Es ist evident, daß sie sich an der Hartsubstanzbildung direkt beteiligen, indem sie in die ausgeschiedene Zahnbeinmasse eingelagert werden. Die Struktur des Dentins bestätigt diese Annahme vollkommen. Es zeigt eine deutliche Faserung in der Längsrichtung des Zahnes. Eine scharfe Grenze zwischen den Fasern des Bindegewebes einerseits und der Hartsubstanz andererseits läßt sich nicht feststellen. Vielmehr scheint die Hartsubstanz die Fasern des Bindegewebes mit feinen Ausläufern zu umspinnen.

#### Früh embryonale Zähne.

Die Rostralzähne der jüngern Embryonen B, C, D und E stehen alle ungefähr auf dem gleichen Stadium der Entwicklung, wenn sie auch an Größe, Form etc. Abweichungen zeigen. Beim Objekt D, *Pr. cuspidatus*, hat der Zahn die Haut des Rostrums bereits durchbrochen und ragt mit seiner Spitze ungefähr 1 mm daraus hervor. Er weist schon die für die Art charakteristische dorsoventrale Abplattung auf, im Gegensatz zu den Zähnen der Objekte B, C und E, die alle mehr oder minder kreisrund im Querschnitte sind. Die letztgenannten haben das Integument noch nicht durchbrochen oder



sind z. T. gerade im Begriffe, dies zu tun (Objekt E), teils aber stecken sie noch tief im Gewebe. In der Entwicklung der Hartsubstanz zeigen alle 4 wesentlich die gleichen Verhältnisse, so daß ich sie zusammen besprechen kann. Ich werde eine Schilderung von Objekt B zugrunde legen und von den übrigen nur die mir wichtig erscheinenden Abweichungen zur Sprache bringen.

Ein Hinweis auf die Beschaffenheit des Knorpels, dessen Mulden die Basis der Zähne aufnehmen, soll die Schilderung einleiten. Wir finden ihn bei diesen jungen Stadien noch durchweg in hyalinem Zustande. Doch zeigen sich allenthalben schon Spuren von Verkalkung in Gestalt vieler, kleiner Inseln, die sich stark färben. Sie werden später zu den Blöcken, wie sie im alten Rostrum ausschließlich vorkommen. Die Mulden sind noch nicht sehr tief, ihre Ränder noch nicht weit gegen die Epidermis vorgeschoben. — An diesem jungen Stadium konnte ich auch gut den Verlauf der Blutgefäße verfolgen, welche die Zähne versorgen. Sie kommen aus den äußern Längskanälen des Rostrums, durchbohren an vielen Stellen die basale Knorpelwand der Mulden und verzweigen sich dann allenthalben im Bindegewebe, das den Zahn in der Alveole befestigt. Von hier gehen einige in das Innere des Zahnes, andere speisen mit ihren Ausläufern die Gewebe, die um den Zahn herumliegen. Diejenigen, die in der Pulpa verlaufen, sind, wie wir sehen werden, für die Entwicklung des Zahnes von allergrößter Bedeutung.

Bei der Betrachtung des Zahnes zeigt es sich vor allem, daß in seinem Innern noch keine Dentinbildung eingetreten ist wie bei den im vorigen Kapitel erwähnten Objekten. Er besteht nicht in toto aus Zahnbein, sondern er hat einen weichen Kern, der aus Bindegewebe gebildet ist. Ihn bedeckt nach außen eine mehr oder minder dicke Dentinschicht, die keine Vasa enthält. Der Hauptgegensatz zu den ältern Zähnen besteht also darin, daß auf diesem jugendlichen Entwicklungsstadium der Rostralzähne von *Pristis* eine echte, einheitliche Pulpa vorhanden ist. Die Dentinschicht bildet im allgemeinen den Mantel eines mehr oder minder regelmäßigen schlanken Kegels, der bei *Pr. cuspidatus*, wie erwähnt, stark dorso-ventral zusammengedrückt ist. Sie ist im Verhältnis zur Pulpa ziemlich dick und nimmt nach der Basis an Stärke ab. An ihr lassen sich zwei Abschnitte unterscheiden, deren Grenze einerseits durch die Ausdehnung der verschiedenartigen Schichten der Hartsubstanz, andererseits durch die Ausdehnung der dem Zahne anliegenden Organe gegeben ist: einen proximalen Abschnitt oder die Wurzel,

und einen distalen, der von der Spitze und den sich an diese anschließenden Partien gebildet wird. Die Grenze beider bezeichnet äußerlich eine schwache, ringförmige, gesimsartige Verdickung nach außen. Bei den Objekten B, C und E sind die beiden Abschnitte ungefähr von gleicher Größe, bei D ist die Wurzel verhältnismäßig sehr kurz.

In der Zusammensetzung des Zahnbeines aus verschiedenen Schichten sind sich die Embryonen von *Pr. pectinatus*, *perrotteti* und *sp.*? gleich, das von *Pr. cuspidatus* weicht etwas ab. Bei erstern findet man in ihren distalen Abschnitten 3 Schichten. Die innerste, der Pulpa anliegende, besteht aus jungem, vermutlich noch unverkalktem Zahnbeine, das sich ausnahmslos schwach färbt. Daran schließt sich nach außen eine dicke Schicht älteres, durchweg verkalktes Zahnbein, das die Hauptmasse ausmacht und stets dunkel gefärbt ist. Die oberflächlichen Teile endlich nimmt eine dritte, dünne Schicht ein, die sich in bezug auf ihr Färbungsvermögen ungleich verhält. Alle 3 Schichten sind sicher Dentin. Wollte ich die Definition von Röse (1898) anwenden, so würde ich sagen können, daß auf diesem Stadium der Rostralzahn von *Pristis* jene Modifikation des Zahnbeines aufweist, die der Genannte als echtes Zahnbein = Dentin bezeichnet: „ein Hartgewebe mit glatter Oberfläche, welches von der Innenwand einer Epithelscheide aus einseitig nach der Mitte des einheitlichen Zahnmarkraumes hin wächst“, während man die äußerste Schicht danach als Vitrodentinschicht (Röse) oder einschlußfreies Zahnbein ansprechen könnte, da in ihr in der Tat Dentinröhrchen nicht zu erkennen sind. Die Grenzen der verschiedenen Schichten untereinander sind nicht scharfe Konturen, sondern die Schichtung kommt äußerlich hauptsächlich durch ihre verschiedene Färbbarkeit zum Ausdruck. Die äußerste Schicht bleibt meistens wasserhell; es liegen mir aber auch sehr dunkel tingierte Präparate vor, in denen sie im Bereiche der Spitze hell, weiter proximalwärts sogar dunkler gefärbt ist als die angrenzende mittlere Schicht, während andererseits diese nicht einmal an allen Stellen nachweisbar war. Von diesem Schema weichen die Zähnchen von *Pr. cuspidatus* etwas ab. Bei ihnen hat sich auf diesem Entwicklungsstadium eine Schichtung in 3 Lagen noch nicht ausgebildet. Daß es später geschieht, beweisen die Befunde am altern im vorigen Kapitel geschilderten Objekt. Bei diesem Objekt (D) läßt die Hartschicht nur 2 Schichten erkennen, die sich typisch verhaltende innere und eine nach außen davon gelegene, die durch Hämatoxylin violett,

aber viel blasser als gewöhnlich gefärbt ist. Ob es sich bei dieser um die Vitrodentinschicht (Röse) handelt oder um die mittlere, wage ich nicht zu entscheiden, da die Konservierung des Objekts eine exakte Deutung nicht zuläßt.

Nicht so einfache Verhältnisse bieten die proximalen, die Wurzelabschnitte der jungen Zähne dar. Bei allen 4 Objekten stimmt da die Schichtung völlig überein. Die beiden innern Lagen bilden einfach eine Fortsetzung der beiden vorher erwähnten innern Schichten des distalen Abschnitts. Nach außen hin kommt noch eine dritte Schicht hinzu, die sich ähnlich verhält wie die Schicht jungen Dentins, die der Pulpa anliegt. Sie bildet die unmittelbare Fortsetzung der Vitrodentinschicht (Röse) des distalen Teiles, und man findet im Bereiche des Überganges beider ineinander nie auch nur eine Andeutung einer Grenze. Trotzdem ist diese Außenschicht der Wurzel wesentlich anders zu beurteilen. Während die Vitrodentinschicht des Spitzenteiles unzweifelhaft die älteste der dort vorhandenen 3 Schichten ist, läßt sich das von dieser äußern Lage der Wurzel nicht behaupten. Tatsächlich ist selbstverständlich, wie wir das übrigens im nächsten Kapitel des nähern sehen werden, die gesamte Wurzel jünger als jeder einzelne Teil der Spitze. Auf dem vorliegenden Stadium ist sie unverkennbar im Begriffe, an ihrem proximalen Ende fortzuwachsen. Hier besteht sie aus einem durchaus gleichartigen Dentin, das in jeder Hinsicht die Eigenschaften des jüngern Zahnbeines zeigt. In ihren weiter distalwärts gelegenen Teilen kommt nun dazu eine nach dem Spitzenteile zu allmählich an Stärke zunehmende Mittelschicht, die sich dunkel färbt, augenscheinlich verkalktes Dentin und tatsächlich nichts als eine Fortsetzung der Mittellage des Spitzenteiles ist. Sie nimmt auf Kosten der Innenschicht von jungem Dentin nach und nach an Dicke zu. Dagegen bewahrt die nach außen von ihr liegende Schicht stets geringe Mächtigkeit und geringes Färbungsvermögen, was zum Teil ihre Übereinstimmung mit der „Vitrodentinschicht“ des Spitzenteiles bedingt. Noch erhöht wird diese dadurch, daß in den distalen, also ältesten Teilen der Wurzel in deren Außenschicht auch Dentinröhrchen nicht mehr vorhanden zu sein scheinen, die ich in den proximalen, jüngsten Teilen noch zu erkennen vermochte; doch gestatten leider meine Präparate mir nicht, mich mit voller Sicherheit darüber auszusprechen. — In reichem Maße setzen sich an die Außenschicht der Wurzel Bindegewebsfasern an.

Wollte ich auch in diesem Falle die Röse'schen Bezeichnungen



anwenden, so müßte ich das Dentin der Wurzel „Trabeculardentin“ nennen. Damit würde ich einen Gegensatz zu dem „Dentin“ des Spitzenteiles statuieren, der den tatsächlichen Verhältnissen, wie ich sie eben geschildert habe, durchaus nicht entspricht. Die Quelle beider Dentinbezirke sind die Odontoblasten, die im Bereiche des Spitzenteiles sich naturgemäß nur an der Innenseite finden, im Wurzelteile aber nicht nur hier, sondern außerdem auch auf der Außenseite. Einen wesentlichen Unterschied bedingt das keineswegs, da einerseits augenscheinlich die Tätigkeit der äußern Odontoblasten hier sehr bald eingestellt wird, andererseits die übrigen Teile des Wurzeldentins eine unmittelbare Fortsetzung des Spitzendentins sind. (Vom Trabeculardentin der *Myliobates*-Zähne will ich hier nicht reden.)

Für die Untersuchung der Beteiligung von Bindegewebsfasern an der Dentinbildung sind die Objekte B, C und D nicht sehr günstig, da sie die Fasern nur auf Querschnitten deutlich zeigen. Dagegen gibt das in anderer Hinsicht weniger geeignete Objekt E auch auf den Längsschnitten außerordentlich klare Bilder. Auf diesen sieht man deutlich den Verlauf von fasrigen Strängen in der Längsrichtung des Zahnes und zwar sowohl in der Hartschubstanz als außerhalb derselben. Auf einem Querschnitt treten bei sehr starker Vergrößerung dann die stark gefärbten Querschnitte dieser Faserbündel hervor. Sie erscheinen rund und haben, wohl infolge Schrumpfung des Objekts, einen kleinen Zwischenraum in Gestalt eines lichten Hofes zwischen sich und der Dentinmasse ausgebildet, eine Tatsache, die beweist, daß sie nicht verkalkt sind. Man bemerkt sie in allen Schichten des Dentins, in der äußern allerdings in geringerer Anzahl. Interessant sind die Präparate, wo gerade ein Bündel von der Hartschubstanz eingeschlossen wird, wie ich es auf Taf. 5, Fig. 6 abgebildet habe. Die Hartschubstanz wächst immer mehr nach der Pulpa zu und umschließt die dort verlaufenden Faserbündel, indem sie nach und nach um sie herumwächst. Auf dem abgebildeten Präparat, das eine einfache, allerdings sehr kräftige Färbung mit Eisenhämatoxylin und Orange erfahren hat, ist das Gewebe vorzüglich differenziert. In der mittlern Dentinschicht sind die Faserbündel infolge der starken Tinktion nicht zu sehen. Zum Vergleiche ziehe man übrigens die Figg. 6 u. 7, Taf. 6 heran, die ähnliche Verhältnisse bei einem andern Objekt aufweisen und zur Ergänzung der Befunde am vorher erwähnten dienen können. — Auf diesen Objekten lassen sich also ähnliche Verhältnisse erkennen



wie sie STUDNICKA (1906) bei den *Myliobates*-Zähnen erwähnt. Nur ist hier ein größerer Reichtum an diesen fasrigen Elementen zu konstatieren. Ich muß hier bedauern, die von dem erwähnten Forscher oft und mit gutem Erfolge angewandte BIELSCHOWSKY'sche Färbemethode mit Silbernitrat nicht auch gebraucht zu haben, wenigstens für die Längsschnitte. Die collagenen Bindegewebsfasern wären sicherlich besser hervorgetreten. Die wenigen Präparate, die nach der genannten Tinktion behandelt wurden, sind Querschnitte durch den extrarostalen Teil eines Zahnes von Objekt G (*Pr. cuspidatus*) und infolge ihrer Dicke und Unvollständigkeit nicht zu histologischer Untersuchung geeignet. Trotzdem zeigen sie wenigstens so viel, daß die Querschnitte durch die Faserbündel als kleine runde Pünktchen überall zu erkennen waren. Sie sind äußerst zahlreich, liegen aber im Gegensatz zu denen der oben erwähnten jüngern Stadien dem Dentin direkt an.

Infolge dieser massenhaften Teilnahme von weichen, bindegewebigen Elementen an der Dentinbildung und des Fehlens der Verkalkung an der Basis der Zähne auf diesem Stadium erweist sich diese von geringer Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Insulte wie Schrumpfung und Druck. Deshalb zeigt sie keinen geradlinigen Verlauf. Es haben sich vielmehr Windungen, Ausbuchtungen und Einbiegungen gebildet, die manchmal recht komplizierte Bilder verursachen (Fig. 5, Taf. 5).

Die Hartsubstanz ist bis auf den größten Teil der äußersten Schicht von zahllosen Dentinröhrchen durchzogen, die alle senkrecht zur Oberfläche des Zahnes verlaufen. Sie nehmen ihren Ursprung einerseits von der Pulpa her, andererseits auch aus dem der Wurzel anliegenden, äußern Bindegewebe. Ihr Verlauf ist im jungen Zahnbeine zunächst geradlinig. Im verkalkten Dentin verzweigen sie sich baumartig, gehen auch untereinander vielfach Anastomosen ein. Ein einzelnes Dentinröhrchen gleicht also einem weitverzweigten Baume, dessen kurzer Stamm im jungen, und dessen Äste im ältern Zahnbeine verlaufen. In den distalen Teilen des Zahnes reichen die letzten Ausläufer der Röhrchen im allgemeinen bis dicht unter die äußerste, dünne Schicht heran. Im Wuzelabschnitt gehen in den proximalen Teilen Dentinröhrchen sowohl von außen als von der Pulpa her in das Dentin hinein. Die Röhrchen sind aber dort kürzer. Ihre beiderseitigen Ausläufer anastomosieren untereinander.

Die Struktur der Hartsubstanz ist in den verschiedenen Abschnitten nicht dieselbe. Die distalen Teile erscheinen ziemlich

homogen und ähneln dem Zahnbeine, wie es von höhern Tieren bekannt ist. Die Zahnmasse in der Gegend der Basis erscheint in der Längsrichtung grob gefasert und gleicht dem Dentin der ältern *Pristis*-Zähne. Doch sind noch keine Vasa vorhanden. Die Bildung der Hartsubstanz geht von typisch ausgebildeten Odontoblasten aus. Diese Zellen haben sich an der Wurzel besonders schön differenziert und umgeben dort diese von allen Seiten. Im distalen Zahnabschnitt sind sie nur in der Pulpa vorhanden. Dort vollzieht sich die Dentinbildung ausschließlich von innen her.

Es bleibt noch übrig, der Gewebe Erwähnung zu tun, die dem Zahne nach außen hin anliegen. Ich habe bereits gesagt, daß im proximalen Abschnitt des Zahnes das mesodermale Bindegewebe sich an der Dentinbildung beteiligt. Es steht also mit der Hartsubstanz dort in naher Beziehung und liegt ihr direkt an. Anders ist es dagegen mit dem Gewebe, das dem distalen Teile des Zahnes nach außen hin anliegt. Es ist außer bei Objekt B bei allen andern bis auf sehr geringe Reste durch schlechte Konservierung verdorben, so daß dort zwischen Zahn und dem Bindegewebe ein hohler Raum vorhanden ist. Objekt B zeigt jedoch dieses Gewebe in guter Erhaltung. Die Verhältnisse hier sind auf die minder gut erhaltenen Objekte ohne weiteres übertragbar, mit Ausnahme des Objekts D, das infolge der Größe seines Spitzenteiles etwas abweicht.

In diesem distalen Abschnitt trennt Hartsubstanz und Mesoderm eine starke Schicht, die gegen die Oberfläche des Rostrums zu einen unmittelbaren Zusammenhang mit der Epidermis aufweist. Es ist ein Schmelzorgan in typischer Ausbildung. Es hat, normalerweise, 3 wohl unterscheidbare Schichten: die innerste, welche der Zahnoberfläche direkt anliegt, besteht aus einer Reihe hoher cylindrischer Zellen und bildet die Ameloblastenschicht. Daran schließt sich nach außen eine mehrschichtige Lage abgeplatteter Epithelzellen und als dritte äußerste Schicht, die dem mesodermalen Bindegewebe direkt anliegt, wieder eine Schicht mit mehr kubischen Zellen, ebenfalls nur eine Zellenlage stark. Die Grenze des Schmelzepithels proximalwärts ist die erwähnte, gesimsartige Auftreibung an der Grenze von Spitze und Wurzel. Die beiden äußern Lagen sind das fortgesetzte — allerdings verschieden ausgebildete — Stratum Malpighii. Die dazwischenliegende Schicht flacher Zellen nimmt an Stärke gegen die Oberfläche des Rostrums bedeutend zu und bildet die unmittelbare Fortsetzung des Stratum intermedium. Sie erreicht in der zwischen Oberfläche des Rostrums und Zahnspitze gelegenen Partie

eine starke Ausbildung in einem sog. Hals oder einer Brücke. Für die Zahnbildung kommt allein die Ameloblastenschicht in Betracht. Sie bedeckt kappenartig den distalen Abschnitt des Zahnes und besteht aus einer ununterbrochenen Reihe hoher Cylinderzellen. Die Kerne sind relativ sehr groß und liegen ausschließlich in dem vom Zahne abgewendeten Teile der Zelle. Ameloblastenschicht und Hartsubstanz sind durch einen starken Kontur voneinander geschieden. Dieser ist wohl als Schmelzoberhäutchen zu deuten. Ich werde darauf später zurückkommen.

Das dem Wurzelabschnitt und dem Schmelzorgan nach außen anliegende Bindegewebe bedarf noch einer kurzen Erwähnung. Um die Basis herum sind seine Fasern in radiärer Richtung geordnet. Die mehr nach oben hin liegenden Teile der Wurzel werden senkrecht von jenen getroffen. Je näher man der die Grenze beider Abschnitte bildenden gesimsartigen Auftreibung kommt, desto schräger stellen sich die Fasern zum Zahnbeine. Noch weiter distal, dem Schmelzorgan anliegend, verlaufen sie in der Richtung der Längsachse des Zahnes.

Auch die Verhältnisse in der Pulpa sind beim Objekt B am klarsten. Auf einem Längsschnitt tritt die Differenzierung dieses Gewebes besonders deutlich hervor. Zunächst ist ein großer Reichtum an Blutgefäßen zu bemerken. Im axialen Teile sind sie spärlich: es ist im wesentlichen nur ein Hauptgefäß vorhanden, das wenig verästelt ist. Dagegen wird die ganze Peripherie der distalen Abschnitte von einer Zone dicht aneinandergelagerter Gefäße eingenommen. Diese bilden ein dichtes Netzwerk, dessen Maschen hauptsächlich in der Längsrichtung des Zahnes angeordnet sind. Das Netz ist so eng, daß zwischen den zahlreichen Gefäßanastomosen nur für spärliches Gewebe Raum bleibt, namentlich gegen die Spitze hin — von diesem Teile liegen nur ganz vereinzelte Querschnitte vor, da leider aus der Mehrzahl dieser die kleinen Zahnschnittchen beim Nachfärben davongeschwommen sind —, wo die Gefäße einander fast unmittelbar anzuliegen scheinen. Zu diesem peripherischen Gefäßnetze sieht man von Strecke zu Strecke aus den axialen Gefäßen vereinzelte Verbindungsäste herübertreten. Die Verhältnisse werden noch klarer, wenn man auch Querschnitte zur Betrachtung heranzieht. Da ist zu sehen, daß die Struktur der Gefäße nicht überall gleichartig ist. Die Wandungen des axialen Hauptgefäßes zeigen ganz den Typus der bekannten Blutgefäßwandungen: sie werden von flachen Zellen mit ganz schmalen Kernen, 2 oder 3 Zellenlagen



dick, glatten Ringmuskelzellen, gebildet. Die peripherischen Gefäße zeigen eine dünnere Wand, die oftmals auch weniger deutlich ist, was zum Teil auch damit zusammenhängen mag, daß andere Zellen ihnen anliegen. Auch im Inhalt zeigen sich Verschiedenheiten. Die zentralen Gefäße sind von einer ziemlich großen Menge Blutplasma erfüllt, das bei geringer Vergrößerung strukturlos, bei stärkerer körnig erscheint; nur wenig Blutkörperchen sind zu bemerken. Im Gegensatz dazu sind die peripherischen Gefäße damit ganz vollgepfropft. Es ist oft schwierig, zwischen den Zellen der Wandungen und denen des Inhalts eine Grenze deutlich zu erkennen.

Das Gewebe der Pulpa ist im Laufe des Wachstums des embryonalen Zahnes vor allen andern Organen desselben den größten Veränderungen unterworfen. Auf diesem Entwicklungsstadium zeigen die Differenzierungen im Zahnmarke sehr typische Verhältnisse. In den verschiedenen Zahnabschnitten sind sie nicht dieselben. Untersucht man sie von der Wurzel nach der Spitze fortschreitend, so ergeben sie ein Bild, das völlig dem entspricht, das die Untersuchung verschieden alter Zähne bieten würde. Am einfachsten sind sie in den basalen Abschnitten. Dort unterscheidet das Gewebe der Pulpa sich wenig oder gar nicht von dem darunterliegenden Bindegewebe. Es findet vielmehr an der breit ausgebildeten Basis des Zahnes ein allmählicher Übergang des erstern in das letztere statt. Eine Ausnahme machen nur die peripherischen Zellschichten, die der Hartsubstanz anliegen. Darauf werde ich nachher besonders zu sprechen kommen. Die zentralen Teile der Pulpa bestehen allenthalben aus kleinen Zellen mit kleinen Kernen, die ohne regelmäßige Verlaufsrichtung sich aneinanderreihen. Zwischen ihnen verlaufen wie im Bindegewebe Fasern, deren Richtung ebenfalls keine bestimmte ist. Nach der Spitze des Zahnes hin nimmt dieses wenig differenzierte, innere Pulpagewebe allmählich ab und wird, je mehr man sich ihr nähert, von andern Zellen des mehr umgebildeten, distalen Abschnitts verdrängt. An der Spitze selbst sind sogar nur letztere vorhanden. Doch erfährt das zentrale Gewebe auch eine Umbildung. Während seine Zellen im Bereiche der Wurzel regellos durcheinander liegen, ordnen sie sich im Spitzenteile zu ganzen Zügen, die dann eine gemeinsame Verlaufsrichtung haben. Sie lagern in diesen Zügen parallel mit der Wandung des zentralen Blutgefäßes oder ziehen auch auf die Peripherie zu, immer aber sind es ganze Zellenkomplexe, die diese bestimmten Richtungen nehmen.

Anders verhalten sich, wie erwähnt, die äußern Schichten der



Pulpa. Sie bestehen aus Odontoblasten und unterscheiden sich schon durch diese ihre Funktion und die damit bedingte Form und Größe von den übrigen Zellen. Sie bilden eine breite peripherische Zone, die nach der Spitze hin allmählich zunimmt. Dort sind dann in der oben geschilderten Weise die Blutgefäße zwischen sie gelagert, um die herum sie in größeren oder kleineren Komplexen liegen. Sie erstrecken ihre Ausläufer an der Peripherie der Gefäße entlang nach der Hartsubstanz hin. An der Spitze haben sie die axiale Gewebsmasse völlig verdrängt. Dort sind auch wenig oder gar keine Blutgefäße vorhanden, die Zahnbeinzellen nehmen vielmehr den ganzen Raum ein.

- - - - -

Objekt A, das jüngste mir vorliegende Stadium, ist ein recht junger Embryo von *Pristis perrotteti*. Es wurden mehrere Zähne aus den dem Kopf benachbarten Teilen des Rostrums in Quer-, Horizontal- und Sagittalschnittserien zerlegt. Das Knorpelgewebe ist noch nirgends verkalkt, sondern überall hyalin. Die Zähne sitzen bei dieser Art auf dem vorliegenden Stadium noch in flachen Mulden, die sich nicht tief in das Rostrum einsenken. Alle Rostralzähne sind noch sehr klein, etwa 2 mm lang und ragen nicht hervor. Die Epidermis des Rostrums ist leider ganz abgestoßen, und vom Schmelzorgan sind nur spärliche Reste vorhanden; Größe und Gestalt derselben lassen sich aber mit Sicherheit erschließen aus dem den Zahn umgebenden Hohlraum. Danach ist auch hier ein Hals oder eine Brücke vorhanden gewesen. — Der Zahn selbst zeigt einen sehr einfachen Bau. Er ist ein kegelförmiges Gebilde aus mesodermalem Gewebe, das sich aus dem darunterliegenden in das Schmelzorgan hinein erhebt und dessen Gestalt durch eine dünne Kappe von Hartschubstanz fixiert ist. Die Form des Zahnes ist im Querschnitt kreisrund, er ist jedoch nicht genau senkrecht zur Achse des Rostrums gelegen, sondern seine Spitze ist, wie wir übrigens an allen *Pristis*-Zähnen konstatieren können, etwas nach hinten verschoben. Eine Wurzel ist noch nicht vorhanden. Der mesodermale Kegel ist noch nicht einmal in seiner ganzen Ausdehnung von einer Hartschubstanzschicht bedeckt. Die proximalsten Teile desselben entbehren vielmehr derselben noch und liegen dem Schmelzorgan unmittelbar an. Die Hartschubstanz besteht ausschließlich aus einer sehr geringen Dentinmenge. Am stärksten ist sie an der Spitze, nach der Basis des Kegels hin nimmt sie allmählich ab und ist, wie gesagt, an den

untersten Abschnitten überhaupt noch nicht vorhanden. Das Dentin färbt sich wenig und läßt wenige und ganz kurze Dentinröhrchen erkennen, die dazu noch äußerst fein und schwer zu konstatieren sind. In den äußersten Schichten konnte ich sie überhaupt nicht nachweisen. Bindegewebige Elemente außer den Odontoblasten nehmen an der Bildung der Hartschubstanz keinen Anteil, und im besondern sind noch keine Bindegewebsfasern darin nachweisbar. Auch die Verhältnisse in der Pulpa sind relativ einfach. Entlang der Peripherie des Kegels ist eine deutliche Odontoblastenschicht vorhanden, die man auch in den basalen Abschnitten, wo noch kein Zahnbein gebildet ist, schon konstatieren kann. In dem darunterliegenden Gewebe besteht noch keine Differenzierung der Mesodermzellen. Wohl aber sind zahlreiche Blutgefäße vorhanden, fast ausschließlich in den axialen Teilen. Seitenäste traf ich kaum an.

#### Entwicklungsgeschichtliche Ergebnisse und Schlußfolgerungen daraus.

Da über die Entwicklung der Rostralzähne von *Pristis* von anderer Seite bisher nichts bekannt geworden ist, so kann ich mich darauf beschränken, aus der voraufgehenden Schilderung einiger wenigen Stadien die Schlüsse zu ziehen, die geeignet sind, uns ein Bild der Entwicklung dieser Gebilde zu geben.

Da die „Säge“ nirgends irgendwelche Beziehung zu den Mundzähnen aufweist, vielmehr durch einen mehr oder weniger großen Zwischenraum von der Mundspalte getrennt ist, so dürfte es ohne weiteres feststehen, daß in den Rostralzähnen nicht umgebildete Mundzähne, sondern Hautzähne, Placoidschuppen, zu erblicken sind, falls sie nicht etwa Bildungen *sui generis* sein sollten. Der letztern Ansicht haben augenscheinlich frühere Forscher, HILGENDORF, JAEKEL und PAPPENHEIM, zugeneigt, indem diese übereinstimmend behauptet haben, die Rostralzähne von *Pristis* seien nicht Hautzähne, sondern Stacheln, wobei sie offenbar von der Annahme ausgegangen sind, zwischen beiden müsse ein wesentlicher Unterschied bestehen. Diese Voraussetzung hat sich inzwischen als unbegründet erwiesen, indem durch die Untersuchungen von MARKERT und RITTER wenigstens für die Flossenstacheln von *Spinax acanthias* und *niger* der Nachweis geführt worden ist, daß sie Placoidschuppen von besonderer Größe und von einem allerdings in manchem eigenartigen, aber in keinem Punkte grundsätzlich abweichendem Bau sind, wenn dies auch nicht für alle Hautstacheln (z. B. *Trygon* etc.) gilt. Den Anlaß zu der

vorliegenden Untersuchung hat die Frage gegeben, ob die Rostralzähne von *Pristis* in dem gleichen Sinne als Hautzähne zu deuten sind wie die Flossenstacheln von *Spinax*.

Als hervorragendstes Charakteristikum eines Zahnes im allgemeinen und eines Hautzahnes im besondern gilt nun mit Recht die Beteiligung eines Schmelzorgans an seiner Bildung. Bei den Hautzähnen ist dieses nichts anderes als ein an der Innenfläche der Epidermis und in dem gleichen Niveau wie diese liegendes Gebiet der MALPIGHI'schen Schicht, das sich frühzeitig durch besondere histologische Eigenschaften von den übrigen sondert, aber sich in keiner Weise örtlich davon trennt, während bekanntlich das Schmelzorgan der Mundzähne sich allgemein als eine sogenannte Schmelzleiste und von dieser ausgehende Zahnsäckchen in das daruntergelegene Bindegewebe hinabsenkt. Ein anderer, prinzipieller Unterschied zwischen dem Schmelzorgan der Mundzähne und demjenigen der Hautzähne ist nicht vorhanden, aber durch die angegebenen Verschiedenheiten unterscheiden sich im allgemeinen beiderlei Zähne durchweg. Den einzigen bisher bekannten Ausnahmefall lieferten die Flossenstacheln der *Spinax*-Arten, insofern diese ebenfalls ein in das Corium sich hinabsenkendes Schmelzorgan aufweisen. Darin gleichen ihnen, wie meine oben mitgeteilten Untersuchungen gezeigt haben, auch die Rostralzähne von *Pristis*. Das darf ich als feststehend betrachten, obwohl mir nicht die frühesten Entwicklungsstadien vorgelegen haben und selbst an dem frühesten, das ich untersuchen konnte (A), fast das ganze Schmelzorgan mitsamt der Epidermis zerstört war. Welche Gestalt es gehabt haben muß, können wir mit voller Sicherheit aus ältern Stadien, besonders dem Objekt B, erschließen, in dem es sich in guter Erhaltung findet und nur dadurch abweicht, daß es sich bereits recht tief in das Bindegewebe hinaberstreckt. Ob bei dem Rostralzahn dieser Prozeß Hand in Hand geht mit dem gleichzeitigen Vordringen einer Coriumpapille, oder ob sich vielmehr zunächst ein Epidermiszapfen von einer gewissen Länge ausgebildet und dieser erst nachträglich durch eine vorwachsende Coriumpapille ausgefüllt wird, kann ich mangels der zur Beantwortung dieser Frage erforderlichen Entwicklungsstadien natürlich nicht sicher entscheiden. Ich werde indessen weiter unten versuchen, aus gewissen Tatsachen einen Wahrscheinlichkeitsbeweis herzuleiten.

Nach den Beobachtungen von O. HERTWIG und seinen Nachfolgern treten an der Grenze zwischen Ecto- und Mesoderm Differen-



zierungen von Zellen in bestimmter Richtung auf. Zellen des Coriums nehmen an Masse zu und ordnen sich als periphere Lage einer Papille an. Sie werden schließlich zu Odontoblasten. Inzwischen oder vorher hat die Bildung eines Schmelzorgans begonnen, das den mesodermalen Zahnkeim von außen bedeckt. Dieser nimmt dann an Größe zu und wird zu einem Kegel, an dessen Peripherie die Absonderung von Hartschubstanz, von der Spitze nach der Basis fortschreitend, erfolgt. Auf diesem Stadium befindet sich der Zahn des Objekts A. eben mit der Modifikation, daß das Schmelzorgan sich in die Tiefe verlängert hat und durch einen sogenannten Hals mit der Epidermis verbunden ist. Was diesen letzteren anbetrifft, einen soliden Epidermisstrang, der die Oberhaut mit dem äußeren Ende des eigentlichen, vom Zahnkeime erfüllten Schmelzorgans in Verbindung setzt, so scheint er mir darauf hinzuweisen, daß der Entstehung der Coriumpapille die Bildung eines soliden Epidermiszapfens vorausgegangen ist und daß erst, nachdem dann die Bildung der Coriumpapille begonnen hat, das Schmelzorgan sich in dem Maße über diese hinaus erstreckte, wie sie sich gegen ihre Basis hin verlängerte. Es dürfte demnach eine Vereinigung der beiden oben erwähnten Modalitäten tatsächlich hier vorliegen. Für diese Auffassung des Halses scheint mir zu sprechen, daß derselbe auch auf viel älteren Stadien (B u. C) unverändert fortbesteht und erst dann verschwindet, wenn die Spitze des Zahnes die Epidermis durchbricht. Es sei erwähnt, daß bei den Flossenstacheln der *Spinax*-Arten ein solcher Hals nicht vorhanden ist, wie denn auch hier der Bildung einer Coriumpapille eine solche des Epidermiszapfens nicht vorausgeht. Dagegen findet sich ein ähnlicher Hals oder eine Brücke bei vielen Mundzähnen, was zur Aufstellung eines sogenannten „glockenförmigen Stadiums“ geführt hat (BURCKHARDT, 1906); diese Übereinstimmung kann aber natürlich kein genügender Grund sein, die Rostralzähne von *Pristis* deshalb den Mundzähnen zuzuzählen.

Nun ist es in erster Linie die Dentinschicht, welche in ihrer weiteren Entwicklung von der Spitze nach der Basis des mesodermalen Kegels hin fortschreitet, so daß dieser schließlich eine ganze Rinde von Hartschubstanz hat. Aber schon auf den Schnitten des nächstälteren Stadiums von *Pristis pectinatus* (Objekt B) zeigt es sich, daß die Dentinbildung nicht an der Basis der ursprünglichen Papille Halt macht. Vielmehr zieht sie sich noch eine Strecke weit hinein



ins tiefer gelegene Bindegewebe. Von nun ab sind an dem jungen Zahne zwei Abschnitte unterscheidbar, ein distaler, dem nach außen das Schmelzorgan anliegt, und ein proximaler, der ringsum von mesodermalem Gewebe umgeben ist. Äußerlich wird die Grenze beider durch eine kleine, ringförmige, gesimsartige Auftreibung des Dentins nach außen markiert. Ich glaube hier für erstern Abschnitt den Ausdruck Krone, für letztern Wurzel gebrauchen zu dürfen, wenn auch von mancher Seite gegen diese Benennungen Bedenken vorgebracht worden sind, die mir indessen nicht durchgreifend zu sein scheinen. Von beiden Teilen erfährt, soweit meine Beobachtungen an dem spärlichen Material reichen, nur die Wurzel ein Längenwachstum, während die Krone mit dem Auftreten der Wurzel ihre größte Länge erreicht hat. Das sie bedeckende Schmelzorgan geht von diesem Moment an ebenfalls zugrunde. Über die Art und Weise, wie dies geschieht, stehen mir keine Beobachtungen zur Verfügung, da mir leider die entsprechenden Stadien fehlen.

Mit dem Auftreten der Wurzel tritt übrigens ein Moment ein, der für die weitere Entwicklung von großer Bedeutung ist. Infolge ihres Längenwachstums wird die Krone immer weiter vorgeschoben. Sie zerreißt schließlich das Schmelzorgan, und der Zahn durchbricht die Haut. Im Verlaufe der weitem Entwicklung wird der Zahn immer mehr aus der Haut herausgeschoben, so daß zuerst die ganze Krone, dann aber auch mit ihr noch Teile der Wurzel frei herausragen. In meinem Material standen mir glücklicherweise zwei Embryonalstadien einer und derselben Art, *Pristis cuspidatus*, zur Verfügung, Objekt D, ein ganz junger Embryo mit weicher Pulpa, und Objekt G, ein alter, offenbar nahe vor der Geburt stehender. An den Zähnen beider habe ich Messungen vorgenommen und als Maßstab das nur mit einer Spitze aus dem Rostrum herausragende Zähnchen des Objekts D benutzt. Es hat sich so ergeben, daß das ungefähr 9 mm lange Zähnchen des ältern Embryos G etwa in seiner vordern Hälfte der Krone des Zahnes vom Stadium F entspricht, die distale Hälfte eine Bildung der Wurzel ist. Von dieser steckt aber nur etwa die Hälfte im Rostrum, folglich ragt auch außer der Krone noch ein großes Stück der Wurzel aus dem Rostrum heraus. Die beiden Abschnitte, die wir oben an den schon hochentwickelten Zähnen des Objekts G unterschieden haben, den extra-rostralen oder Spitzenteil und den intrarostralen oder Wurzelteil entsprechen also ganz und gar nicht den beim jüngern Zahne als Krone und Wurzel bezeichneten. Ich werde mich also für die ältern

Stadien der Ausdrücke Krone und Wurzel nicht mehr bedienen, sondern nur noch die vorgenannten verwenden. Ein weiterer Beweis für die Richtigkeit dieser Ausführung ist zu erbringen, wenn man die Lage des für den Zahn von *P. cuspidatus* charakteristischen Hakens auf der hintern Kante zur Betrachtung heranzieht. Er wird im frühembryonalen Stadium im Bereiche der Krone angelegt. Das Schmelzorgan bedeckt also auch ihn, es reicht sogar noch ein Stück weiter ins Corium hinein. Beim ältern Zahne des Objekts ragt auch er aus dem Rostrum und zwar relativ sehr weit heraus. Er bildet also einen bequemen Anhaltspunkt für die Ausdehnung der Krone, und man kann daher leicht erkennen, daß in der Tat schon Teile der ehemaligen Wurzel mit der Krone aus dem Rostrum herausragen.

Übrigens ist das Längenverhältnis von Wurzel und Krone bei den verschiedenen Arten recht ungleich. *Pr. cuspidatus* zeichnet sich in jüngern Stadien durch eine relativ kurze Wurzel aus. Beim Embryo D. wo die Krone ihre volle Länge erreicht hat, ist die Wurzel nur etwa  $\frac{1}{10}$  so lang, und auch beim Objekt G, wo der Zahn schon 6 mm das Rostrum überragt, fällt auf die Wurzel nur die Hälfte der Gesamtlänge. Anders bei *Pr. perrotteti* und *pectinatus*; bei dem Embryo B, wo ebenfalls die Krone soeben ausgebildet ist und das Schmelzorgan noch nicht durchbrochen hat, ist eine Wurzel vorhanden, die bereits die Krone um weniges übertrifft. Diese Unterschiede stehen augenscheinlich in Beziehung zur Tiefe der Alveole, die ihrerseits wieder in unverkennbarem Zusammenhange mit der Gestalt des Zahnes steht, bei drehrunden Zähnen tief, bei stark zusammengedrückten flach ist.

Ich nehme hier Gelegenheit, etwas genauer auf die großen Unterschiede einzugehen, die in der Form zwischen dem Zahn von *Pr. cuspidatus* einerseits und den andern Pristiden andererseits bestehen und zwar sowohl im frühembryonalen als im fertigen Stadium. Der junge Embryo von *Pr. cuspidatus* (D) kennzeichnet sich schon durch die Form seines Rostrums. Dieses ist verhältnismäßig (verglichen mit dem Embryo C) sehr breit und flach. Der Hauptunterschied liegt aber in der Form des Zahnes. Im allgemeinen hat dieser bei den Pristiden die des öftern erwähnte Kegelform mit fast kreisrundem Querschnitte. Davon weicht *Pr. cuspidatus* auffällig ab. Dessen Zähnechen sind dorsoventral sehr stark zusammengedrückt, und zugleich sind die seitlichen Kanten ziemlich scharf. Der Querschnitt ist in verschiedenen Höhen verschieden. Die schmale Form

kommt schon nahe der Wurzel zur Geltung. Das Verhältnis von Länge zur Breite ist dort etwa 12:1. Die Form ist dort etwa gleichbreit an jeder Stelle. Noch deutlicher wird die Abplattung auf einem Querschnitte, den man in der Höhe des Hakens durchlegt. Ich habe da als Verhältnis von Länge zu Breite 26:1 gemessen. Der Zahn ist in dieser Gegend besonders stark in der Mitte plattgedrückt, so daß er dort eine stark längliche Biskuitform zeigt. Diese Form prägt sich gegen die Spitze hin, wo ich als Verhältnis 3:1 festgestellt habe, ebenfalls aus. An der Hand der beigegebenen Figuren (Taf. 4 u. 5) sind diese Verhältnisse leicht zu verfolgen. Sie treffen in den vorbeschriebenen Maßen nur für den jungen Embryo D zu. Für den ältern Embryo G konnte ich als Verhältniszahlen zwischen Länge und Breite messen: an der Basis 4:1, in der Mitte 5:1, an der Spitze 3:1. Der ältere Zahn ist also in seinen untern Abschnitten weniger zusammengedrückt als der jüngere. Er zeigt auch die Biskuitform nicht, sondern mehr ein flaches Oval mit ziemlich scharfen Kanten. Eine Folge der starken dorsoventralen Komprimierung des ganzen Zahnes ist, nebenbei bemerkt, daß man ihn auf Horizontalschnitten sehr schlecht median treffen kann. Ich habe das leider auch an meinen Präparaten erfahren müssen.

Ein weiteres Merkmal des *cuspidatus*-Zahnes, auf das ich schon hingewiesen habe, ist das Vorhandensein des Widerhakens auf der Hinterkante. Einen Zweck kann er unmöglich haben, denn sowie das Tier geboren wird, nutzt es die ganze Spitze und die benachbarten Teile ab, und so verschwindet auch bald der Haken. Den Beweis für diese Tatsache finde ich in einem getrockneten Rostrum, das ungefähr noch um die Hälfte länger ist als dasjenige der Embryonen (†. An seinen Zähnen zeigen sich starke Abnutzung und Kratzer, der Haken ist z. T. schon fast verschwunden (Textfig. A).

Ein weiterer wichtiger Unterschied besteht darin, daß der Zahn von *Pristis cuspidatus* auf seiner Hinterkante keine Längsrinne ausbildet. Diese finden wir bei allen andern *Pristis*-Arten auf post-embryonalen Stadien. Sie wird aber schon in früher Entwicklungsperiode angelegt und ist, wie ich besonders hervorheben möchte, eine Bildung der Wurzel. Die Krone des jungen, embryonalen Zahnes hat sie nicht. Doch weisen auch bei ihr gewisse Anzeichen auf diese Verhältnisse bei der Wurzel hin. So findet sich manchmal beim Querschnitt nahe dem Wurzelteile eine ausgesprochene Eiform der Dentinrinde, wobei das abgerundete Ende derselben die Hinter-



seite des Zahnes ist. Diese Form prägt sich im distalen Wurzelabschnitt deutlicher aus und geht schließlich nach der Basis hin in eine mehr hufförmige über (vgl. Fig. 1—5, Taf. 6). In dem Maße, wie diese basalen Abschnitte im Laufe des Wachstums nach vorn geschoben werden, kommt diese Längsrinne auf der Hinterseite des Zahnes zur Geltung. Auf spätembryonalem Stadium (Objekte H) ist sie an dem aus dem Rostrum herausragenden Teile des Zahnes noch nicht zu bemerken. Später tritt sie jedoch deutlich hervor und ist beim erwachsenen Zahne stets vorhanden. Bei *Pr. cuspidatus* wird nie eine Rinne ausgebildet. Von allen übrigen Merkmalen abgesehen, ist schon ihr Mangel allein ein sicheres Erkennungszeichen für diese Art.

Das Dentin zeigt jenes Verhalten, wie ich es bei der Erwähnung der einzelnen Objekte geschildert habe: auf dem Spitzenabschnitt die Schichtung in 3 Lagen, 2 schwächer sich färbende außen und innen und 1 stärker tingierbare in der Mitte. In bezug auf die äußere Lage könnte die Meinung entstehen, daß es sich um Schmelz handle. Bekanntlich ist das Vorhandensein dieser Art von Hartsubstanz bei Fischzähnen, besonders bei Placoidschuppen, überhaupt fraglich. Man trifft zwar überall typische und stark ausgebildete Schmelzorgane, aber sie scheinen keinen Schmelz zu bilden. Ihre Funktion dürfte vielmehr — darin bin ich geneigt, RÖSE (1894) recht zu geben — darin bestehen, die Form und Lage der Zahnkrone zu bestimmen. An unserm Objekt kann daran, daß die äußere, helle Lage nicht Schmelz, sondern Dentin ist, kein Zweifel herrschen. Das beweisen folgende Tatsachen:

1. Die Ausdehnung der hellen, äußern Schicht entspricht nicht derjenigen des Schmelzorgans. Sie erstreckt sich vielmehr noch weit auf die Wurzel hin. Auf Längsschnitten ist dies einwandfrei festzustellen (vgl. Fig. 2, Taf. 5).

2. Die äußerste Schicht der Wurzel ist von mesodermalem Gewebe umgeben, zwischen dessen Fasern in der Nachbarschaft des Zahnes Odontoblasten verlaufen. Sie erstrecken in den proximalen Abschnitten ihre Ausläufer in die Röhrenchen der äußersten Schicht.

3. Die Grenze zwischen der hellen Schicht und der nach innen liegenden ist durchaus nicht scharf, ja es ist überhaupt nicht immer möglich, beide zu unterscheiden, da sie sich bei genügender Einwirkung des Farbstoffes gleichmäßig färben.



Ob das Schmelzorgan an seiner Unterseite ein dünnes, strukturloses Häutchen abscheidet, wie man es wohl bei Fischzähnen gefunden und als Schmelz gedeutet hat, das aber wohl eher dem sog. Schmelzoberhäutchen oder der *Cuticula dentis* entsprechen dürfte, habe ich mit Sicherheit bei den Sägezähnen nicht festzustellen vermocht. Ein kräftiger Kontur, der das Schmelzepithel von der Hartsubstanz trennt, mag als solches aufzufassen sein. Es als selbstständiges, von der Ameloblastenschicht einerseits und dem Dentin andererseits ablösbares Häutchen darzustellen, ist mir niemals gelungen.

Bis zu diesem Stadium besitzt der Rostralzahn eine einheitliche Pulpa, der eine dünne Kappe Dentin aufsitzt, die sich in Krone und Wurzel scheidet. Am distalen Ende ist sie am stärksten und bildet dort eine solide Spitze. Das ganze Innere des Zahnes ist erfüllt von einer gleichmäßig entwickelten Pulpa, die an der Oberfläche von Odontoblasten bekleidet ist, im Innern von Blutgefäßen durchzogen wird. Auch hier muß ich bedauern, den Verlauf der weiteren Entwicklung nur an der Hand einer lückenhaften Reihe einzelner Stadien verfolgen zu können. Ich hoffe jedoch, in der Hauptsache die Vorgänge richtig erschlossen zu haben.

Auf dem nächsten Stadium ist für die weitere Entwicklung entscheidend das Verhalten der Blutgefäße, die sich reicher zu entfalten beginnen. Zu den nur spärlichen die Achse der Pulpa durchziehenden Gefäßästen ist bei den Embryonen B, C u. D in den peripherischen Teilen einwärts von der Odontoblastenschicht ein reich entwickeltes Netz enger Gefäße gekommen, dessen Maschen in der Längsrichtung des Zahnes gestreckt erscheinen. Dieses peripherische Netz steht hier und da durch Äste, welche von den zentralen Gefäßen abgehen, mit diesen in Verbindung. Die Bildung der Hartsubstanz ist auch weiterhin die Aufgabe von Odontoblasten. Als solche haben sich zahlreiche Zellen der Pulpa ausgebildet, die sich dann in der bereits kurz erwähnten Weise (S. 79, 80) um die Blutgefäße herum anordnen. An den Wandungen derselben liegen sie in Klumpen beisammen und entsenden ihre Ausläufer in gemeinsamer Richtung gegen das Dentin hin (Fig. 2, Taf. 6). Sie liegen zwischen den einzelnen peripherischen Gefäßen so dicht, daß nur sehr wenig anderes Gewebe Platz hat. Das Auftreten von Odontoblasten ist aber nicht etwa an die Blutgefäße gebunden. Auch in den peripherischen Teilen, wo diese nicht vorhanden, sind sie anzutreffen, doch liegen sie da nicht dicht beisammen, sondern mehr

vereinzelt. Stets ist aber ihre Zugrichtung nach der Peripherie hin. Das weitere Wachstum des Dentins ist nun so zu denken, daß zuerst die dem Dentin zunächstliegenden Odontoblasten Hartsubstanz bilden, die sich mit der peripherischen Rinde verbindet. Dadurch wird die innere Fläche dieser, die im allgemeinen ziemlich gleichmäßig war, sehr unregelmäßig. Es entstehen komplizierte Unebenheiten, in deren Buchten dann die peripherischen Blutgefäße zu liegen kommen. Nach und nach bilden auch die mehr nach innen liegenden Odontoblasten Zahnbein, und so werden allmählich die Gefäße von einem Mantel von Hartsubstanz umgeben und infolge davon durch eine mehr oder minder dicke Schicht solcher voneinander getrennt. Die Gefäße werden zu den Vasa. Wo zwei solche anastomosieren, verschmelzen auch ihre Wände und umgekehrt. Dieser Prozeß der Hartsubstanzbildung vollzieht sich langsam in der Pulpa ganz allgemein, so daß zuletzt von dem ehemals weichen Inhalte der Pulpa nur noch die Blutgefäße mit den sie umschließenden Odontoblasten vorhanden sind. Der Raum, den das ehemalige Pulpagewebe eingenommen hatte, wird jetzt von Dentin ausgefüllt. RÖSE (1898) hat ähnliches von *Myliobates* geschildert, doch hat er nirgends eine Anordnung der Odontoblasten um Blutgefäße herum angegeben oder abgebildet, während ich sie überall vorfand. Es ist wohl nicht anzunehmen, daß die Verhältnisse bei *Myliobates* anders sein sollten. Der einzige Unterschied gegen den *Pristis*-Zahn scheint mir nur in der größern Anzahl und regelmäßig netzförmigen Anordnung der Gefäße bei *Pristis* zu liegen. Über die Bildung des Dentinmantels der einzelnen Blutgefäße liegen mir leider keine Beobachtungen vor. Ich glaube aber, daß sie so vor sich geht, wie RÖSE es (1898) von den *Myliobates*-Zähnen schildert. Sie schreitet von der Spitze nach der Basis fort, und so sind wohl auch Stadien denkbar, auf denen der ganze Kronenteil der Pulpa schon von Dentin angefüllt, während derjenige der Wurzel zum Teil noch weich ist.

Es ist wohl hier der richtige Ort, in betreff der Nomenklatur des Dentins entscheidende Stellung zu nehmen. Ich glaube das um so mehr hervorheben zu müssen, als in diesem Punkte nicht bei allen Verfassern die nötige Klarheit und Übereinstimmung herrscht. Die BURCKHARDT'sche Zusammenstellung in O. HERTWIG's Handbuch, die größtenteils die von RÖSE aufgestellte Klassifizierung wiedergibt und als Norm der derzeitigen Unterscheidung der Dentinarten gelten mag, bedarf noch mancher Berichtigung. OWEN nennt das Zahnbein des erwachsenen *Pristis*-Zahnes „vascular dentine“, Vasodentin, die

Kanäle oder Gefäße Vasa. Auch ich habe diese Ausdrücke des öftern in Vorstehendem gebraucht und dabei immer den Namen des Autors genannt, um Verwechslungen vorzubeugen. TOMES und mit ihm RÖSE beanspruchen nämlich diesen bezeichnenden Ausdruck für das Dentin der Gadidenzähne, das wohl schleifenförmige Kanäle, aber keine Dentinröhrchen aufweisen soll. Ob beide Forscher das mit gutem Rechte tun, erscheint mir sehr fraglich. Man ist gerade jetzt in der Zoologie und verwandten Gebieten bestrebt, der Priorität von Ausdrücken allgemein ihr Recht zu lassen. Warum sollte man sie nicht auch bei der Benennung der Hartgewebe der Haut und des Mundes zur Geltung bringen? Der Name „Vasodentin“ ist von OWEN für den *Pristis*-Zahn sehr treffend gewählt, denn ein Vas desselben enthält in der Hauptsache ein Blutgefäß und seine Wandung. Außerdem spielen die Blutgefäße bei der Bildung des Zahnes eine sehr entscheidende Rolle, so daß auch hierdurch der Ausdruck gerechtfertigt erscheint. Die Kontroverse in dieser Hinsicht würden am besten dadurch erledigt, daß man dem Namen „Vasodentin“ zu dem ihm zukommenden Rechte verhilft, indem man ihn im OWENschen Sinne anwendet. Für die Gadidenzähne müßte dann eine andere Bezeichnung des Dentins gesucht werden, deren Erfindung ich andern überlasse.

Der Name Vasodentin (OWEN) gilt jedoch nicht für die jugendlichen Zähne (OWEN gebraucht ihn auch ganz richtig nur für die alten Stadien). Ich habe an verschiedenen Stellen schon erwähnt, daß an dem nicht abgenutzten Zahne die Spitze und deren benachbarte oberflächliche Teile im Bereiche der ehemaligen Krone von einem andern Dentin gebildet werden, das sich durch Homogenität, zum Teil auch durch Mangel an Einschlüssen, Härte etc., von dem Vasodentin unterscheidet. Es ist in der äußersten, dünnen Lage als Vitrodentin, in der daran anschließenden als Dentin schlechtweg zu bezeichnen und findet sich als Rindenschicht des Spitzenteiles bei vielen Fischzähnen und Placoidschuppen.

Die weitem Wachstumserscheinungen des nun ganz aus Dentin bestehenden Zahnes sind relativ einfache Vorgänge. Ich habe diese bereits zum Teil im Abschnitt über spätembryonale Zähne bei Besprechung der histologischen Bedeutung des Objekts H erwähnt und möchte hier nur noch kurz darauf hinweisen, daß von jetzt an besonders bindegewebige Elemente, Faserbündel, in ausgedehntem Maße an der Dentinbildung beteiligt sind und zwar an der Basis am lebhaftesten. Ähnliches haben MARKERT beim Flossenstachel



von *Spinax acanthias* und STUDNICKA beim *Myliobates*-Zahn festgestellt.

Von diesem Entwicklungsstadium an ist auch das Auftreten von Pigment zu bemerken (vgl. S. 65 u. 71).

Auf wenig älterm Stadium wird der Fisch zum freilebenden Tier, das sich selbst ernährt. Bei der Nahrungssuche nutzt es durch Reibung am Boden die oberflächlichen Schichten ab, wodurch nicht nur die ganze ursprüngliche Krone, sondern auch Teile der Wurzel mit abgeschliffen werden. Die Form des Rostralzahnes des erwachsenen Tieres ist demnach nur in beschränktem Maße abhängig von der in den ursprünglichen Anlagen gegebenen Gestalt derselben. Vergleicht man den in allen seinen Teilen fertig gewordenen, aber noch nicht abgenutzten Zahn mit dem des erwachsenen Tieres, so kommt man zu dem Ergebnis, daß die Abnutzung in einem außerordentlich weitgehenden Umfange vor sich gehen muß. Der aus dem Rostrum hervortretende Teil des Zahnes kann selbstverständlich durch keinerlei Wachstum mehr in seiner Gestalt verändert, vielmehr nur weiter gehoben und entsprechend der allmählich eintretenden Verbreiterung der Wurzel gegen die Basis hin nach und nach dicker werden. Nun aber ist die Gestalt der Zahnschuppe des alten Tieres eine ganz andere als beim jungen, was eben nur die Folge der Abnutzung sein kann. Damit stimmt auch alles, was über die Beschaffenheit des ehemaligen Spitzenteiles festgestellt werden kann, dessen oben beschriebener Bau und im besondern das Verhalten der Vasa, die dort in beträchtlicher Zahl abgeschnitten endigen, völlig überein. Fragen wir uns, wie weit ein Zahn in unveränderter Gestalt aus dem Rostrum hervorzunehmen müssen, bis der freiliegende Teil solche Dimensionen hat, daß er durch die in bestimmter Weise erfolgende Abnutzung auf die beim alten Tiere vorliegende Form gebracht worden sein könnte, so kommen wir zu der Erkenntnis, daß er offenbar sehr viel länger sein müßte, als wir ihn tatsächlich antreffen. Genaue Maße hierfür dürften sich kaum feststellen lassen. Wenn man sich indessen vergegenwärtigt, daß der ursprüngliche Zahn in eine fast nadelartig schlanke Spitze ausgeht, so wird man wohl anzunehmen genötigt sein, daß kaum viel weniger als die Hälfte des Zahnes eines ausgewachsenen Tieres durch die Abnutzung verbraucht sein wird. Über die Art und Weise, wie diese vor sich geht, sind wir leider durch Beobachtungen am lebenden Tiere bekanntlich gar nicht unterrichtet. Meines Wissens ist PAPPENHEIM der einzige, der durch Untersuchung des Magen-

inhaltes einiger konservierter Exemplare hat feststellen können, daß *Pristis* Fische und Crustaceen frißt. Über die Rolle, welche das Rostrum dabei spielt, spricht er die Ansicht aus, „es stelle einen höchst vollkommenen Baggerapparat dar, der das Tier befähigen dürfte am Boden im Schlamm und Schlick herumzuwühlen und die dadurch auf dem flachen Rostrum sich anhäufenden Objekte durch energisches Aufwärtsdrehen und Kreisen des Kopfes nach den Seiten zu werfen, wobei dann die kammartig angeordneten „Zähne“ als Seihapparat wirken könnten“. Ich muß bekennen, daß mir eine derartige Verwendung der Säge als Seihapparat doch recht wenig wahrscheinlich vorkommt. Die besondere Art der Abnutzung der Zähne scheint mir keinen Zweifel darüber zu lassen, daß tatsächlich durch die Ränder des Rostrums, und zwar in sehr gleichmäßiger Weise von beiden Seiten, eine Bewegung ausgeführt wird, die der Vorwärtsbewegung einer Säge entspricht. Zunächst ist es eine auffallende und gewiß bedeutungsvolle Tatsache, daß sämtliche Zähne des Rostrums vom vordersten bis zum hintersten stets in fast genau dem gleichen Maße abgeschliffen sind, niemals die vordern wesentlich stärker als die mittlern und hintern, was dafür spricht, daß sämtliche Zähne bei ihrem Gebrauche in wesentlich gleicher Weise in Anspruch genommen werden. PAPPENHEIM befindet sich unzweifelhaft in einem Irrtum, wenn er angibt, die an den Zähnen erkennbaren Schleifspuren in Gestalt starker Schrammen fänden sich „namentlich auf der Unterseite“. Diese sind unzweifelhaft auf der Oberseite nicht minder stark als auf der Unterseite, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß jeder Zahn von oben und unten gleichmäßig, an der Spitze am stärksten, nach der Basis zu in abnehmendem Grade abgenutzt wird, woraus sich die besondere Form der Zahnspitze des alten Tieres erklärt: vorn zugeschärft und der Vorderrand nach der Spitze zu etwas konvex gebogen, wohingegen die Gestalt des Hinterrandes mit seiner rinnenartigen Kehle kaum in Mitleidenschaft gezogen erscheint. Wollte man sich auf Grund der PAPPENHEIM'schen Auffassung die Abschleifung auf beiden Seiten erklären, so würde es wohl nicht ohne die Annahme möglich sein, daß der Fisch sich bald auf den Rücken, bald auf den Bauch wälzte, was gewiß wenig wahrscheinlich ist. Ich glaube dagegen annehmen zu müssen, daß der vorwärts schwimmende Fisch den Boden des Gewässers mit seiner Säge und zwar bald mit der einen, bald mit der andern Seite aufschneidet und dadurch die darin oder darauf lebenden Tiere derartig aufwirft, so daß er sie mit dem

Maule packen kann. Daraus würden sich wohl auch die besondern Verhältnisse, wie sie sich bei *Pristis* und in ganz ähnlicher Weise bei *Pristiophorus* in bezug auf die Beweglichkeit des Kopfes finden, in befriedigender Weise erklären und zugleich auch verständlich werden, woher man manchmal die von PAPPENHEIM erwähnte „Aufwulstung am vordern Ende des Rostrums“ antrifft, welche er mit einem verbogenen Spaten vergleicht.

### Zusammenfassung.

Bei einer Zusammenfassung kommen wir zu dem Resultat, daß wir es in den Rostralzähnen von *Pristis* gemäß ihrem Bau und ihrer Entwicklung mit Hautzähnen oder Placoidschuppen zu tun haben. Wie bei andern solchen wuchert ein Schmelzorgan von der Epidermis aus in das Corium und trifft hier auf einen mesodermalen Zahnkeim. Im Gegensatz zu den kleinen Placoidschuppen findet also eine Versenkung der Zahnanlage in das Mesoderm hinein statt, wie es außerdem noch bei den großen Flossenstacheln gewisser Elasmobranchier gefunden worden ist. In jugendlichen Entwicklungsstadien hat der Zahn eine einheitliche Pulpa, die von einem weitverzweigten Blutgefäßnetz durchzogen wird. Auf spätembryonalem Stadium setzt dann eine intrapulpare Bildung von Hartsubstanz ein, wodurch sich die ehemals weiche Pulpa mit einem Kerne von Vasodentin (OWEN) ausfüllt. Von weichen Organen bleiben nur die erwähnten Blutgefäße übrig, die dann das Zahninnere in einem vielverzweigten Netze durchziehen. Die oberflächlichen Schichten des Spitzenteiles des Zahnes bestehen nicht aus Vasodentin (OWEN), sondern zum Teil aus sogenanntem echtem Dentin (RÖSE) und ganz außen in dünner Lage aus Vitrodentin (RÖSE). Wenn der Fisch nach der Geburt selbständig sich ernährt, nutzt er den Zahn sehr stark ab, so daß bald von der ehemaligen Krone nichts mehr übrig ist, der ganze Zahn also aus Vasodentin (OWEN) besteht. Die Abnutzung nimmt dann auch noch die ehemaligen Wurzelteile in Anspruch, und sie ist es, die die Form des Zahnes bestimmt. Der ältere Zahn besteht dann nur noch aus dem der Wurzel angehörigen Vasodentin (OWEN). Das ist ersichtlich aus der Form des Querschnittes, die die Rinne auf der Hinterseite aufweist. Sie wird allein in der Wurzel angelegt und dort bei allen Species, ausgenommen *Pr. cuspidatus*, angetroffen.

Histologisch bemerkenswert ist bei dem Rostralzahne die Teilnahme von zahlreichen Bindegewebsfasern und Fibrillen an der



Hartsubstanzbildung. Sie werden von dem Produkt der Odontoblasten umgeben und bedingen die fasrige Struktur des Vasodentins, seine Zähigkeit und geringe Spröde. — In der gleichen Hinsicht interessant ist das Vorhandensein einer starken Pigmentschicht auf der Oberseite des Rostralzahnes, die aber bei allen Placoidzähnen gefunden wird.

Die Sägezähne haben permanentes Wachstum. Einer starken Abnutzung entspricht eine lebhafte Dentinbildung.

Es findet kein Zahnersatz statt. Wenn schon frühe ein Zahn durch irgendeine Ursache ausgebrochen wird, so vernarbt die Wunde. Ich habe das besonders an einem großen Rostrum konstatieren können, wo mitten aus der Reihe der Zähne 2 verloren gegangen sind. Die betreffenden Stellen sind verheilt, es haben sich über ihnen 2 kleine mit Haut und Placoidpanzer überzogene bügelartige Erhöhungen gebildet.

Den Flossenstacheln gleichen die Sägezähne der Pristiden in der enormen Ausbildung der Hartsubstanz und teilweise in der Entwicklung. Es bestehen jedoch auch Verschiedenheiten, so in der Form des Schmelzorgans und in der Bildung der Krone.

Zum Schlusse entledige ich mich einer angenehmen Pflicht des Dankes gegen meinen verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. J. W. SPENGEL für die Förderung, die er mir bei der Herstellung dieser Arbeit hat zuteil werden lassen. Zu Danke verpflichtet bin ich auch Herrn E. LEITZ jun. in Wetzlar, in dessen Institut die Mikrophotogramme angefertigt wurden.

---

## Literaturverzeichnis.

- BENDA, Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selachier, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 20, 1882.
- v. BRUNN, M., Beiträge zur Kenntniss der Zahnentwicklung, *ibid.*, Vol. 28, 1886.
- BURCKHARDT, R., Die Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle, in: HERTWIG, Handbuch d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre, Vol. 2.
- CARLSSON, A., Über die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, Anat., 1895.
- DAMES, Amblypristis Cheops, in: SB. Ges. naturf. Frde. Berlin, 1888.
- , Ueber eine tertiäre Wirbelthierfauna, II. Pisces, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1883.
- DUMERIL, Poissons, Vol. 1, 1865.
- v. EBNER, Histologie der Zähne, in: SCHEFF, Handbuch der Zahnheilkunde, Vol. 1, 1891 und in: KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre, Vol. 3, 1899.
- GIEBEL, Odontographie, 1855.
- GÜNTHER, Catalogue of Fishes, Vol. 8, 1870.
- HANNOVER, Sur la structure et le développement des écailles et épines etc., in: Ann. Sc. nat. (5), Zool., Vol. 9, 1868.
- HEINCKE, Über die Zähne der niederen Wirbeltiere, in: Z. wiss. Zool., Vol. 23, 1873.
- HERTWIG, O., Über den Bau und die Entwicklung der Placoidschuppen und Zähne der Selachier, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 8, 1874.
- HILGENDORF, Einige Bemerkungen über die Histologie der Pristiszähne, in: SB. Ges. naturf. Frde. Berlin, 1888.
- JAEKEL, Über die systematische Stellung und über fossile Reste der Gattung Pristiophorus, in: Ztschr. Deutsch. geol. Ges., 1890.
- JENTSCH, Beitrag zur Entwicklung und Struktur der Selachierzähne, Diss. Leipzig, 1898.
- KLAATSCH, Zur Morphologie der Fischechuppen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe, in: Morphol. Jahrb., Vol. 16, 1890.

- KÖLLIKER, Über den Bau der Säge des Sägefisches, in: Würzburg. nat. Ztschr., Vol. 1, 1860.
- LEYDIG, Beiträge zur mikr. Anatomie und Entwicklung der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
- MARKERT, Die Flossenstacheln von Acanthias, in: Zool. Jahrb., Vol. 9, Anat., 1896.
- OWEN, Odontography, 1840—1845.
- PAPPENHEIM, Zur biologischen Bedeutung der Säge bei den sog. Sägefischen Pristis und Pristiophorus, in: SB. Ges. naturf. Erde. Berlin, 1905.
- RITTER, Beiträge zur Kenntniss der Stacheln von Trygon und Acanthias, Diss. Rostock, 1900.
- RÖSE, Ueber Zahnentwicklung der Fische, in: Anat. Anz., Vol. 9, 1894.
- , Das Zahnsystem der Wirbeltiere, in: Ergebn. Anat. Entw.-Gesch., Vol. 4, 1894.
- , Über die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren, in: Anat. Anz., Vol. 14, 1898.
- Graf SPEE, Über die ersten Vorgänge der Ablagerung des Schmelzes, *ibid.*, Vol. 2, 1887.
- STERNFELD, Über die Struktur des Hechtzahnes, insbesondere die des Vasodentins, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 20, 1882.
- STUDNÍČKA, Über kollagene Bindegewebsfibrillen in der Grundsubstanz des Hyalinknorpels, im Dentin und Knochengewebe, in: Anat. Anz., Vol. 29, 1906.
- , Die radialen Fibrillensysteme bei der Dentinbildung und im entwickelten Dentin der Säugetierzähne, *ibid.*, Vol. 30, 1907.
- , Ueber einige Grundsubstanzgewebe, *ibid.*, Vol. 31, 1907.
- TOMES, CH., On the development of teeth of fishes, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1876.
- , Upon RÖSE's proposed classification of the forms of dentin, in: Anat. Anz., Vol. 14, 1898.
- , Upon the structure and development of the enamel of the elasmobranch fishes, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 41, 1898.
- , A manual of dental anatomy, human and comparative, in der deutschen Ausgabe von HOLLÄNDER, Berlin 1877.
- TREUFENFELS, Die Zähne von *Myliobates aquila*, Diss. Basel, 1896.
- WALDEYER, Bau und Entwicklung der Zähne, in: STRICKER, Handbuch der Gewebelehre, 1871.
- WILLIAMSON, Structure of scales and bones, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 2, 1851.
- WOODWARD, Catalogue of fossil Fishes, Vol. 1, 1889.



## Erklärung der Abbildungen.

<i>ad</i> Vasodentin (OWEN)	<i>kn</i> polygonal verkalkter Knorpel
<i>as</i> Ameloblastenschicht	<i>lk</i> Längskanäle des Rostrums
<i>bg</i> Blutgefäße	<i>od</i> Odontoblasten
<i>dr</i> Dentinröhrchen	<i>pg</i> Pigment
<i>dt</i> echtes Dentin	<i>pu</i> Pulpa
<i>er</i> Epithelreste	<i>so</i> Schmelzorgan
<i>fb</i> Fibrillenbündel	<i>uad</i> unverkalktes Vasodentin (OWEN)
<i>hy</i> hyaliner Knorpel	<i>udt</i> unverkalktes echtes Dentin
<i>ka</i> Vasa, Kanäle des Vasodentins (OWEN)	<i>vd</i> Vitrodentin

## Tafel 3.

Fig. 1. Der ganze losgelöste Zahn eines Rostrums der Objekte J, *P. antiquorum*. Nat. Gr.

Fig. 2. Querschnitt durch diesen an der Basis. Nat. Gr.

Fig. 3. Desgl., mehr distal. Nat. Gr.

Fig. 4. Desgl., an der Spitze. Nat. Gr.

Fig. 5. Teil eines Querschliffes an der Basis desselben Zahnes. 95:1.

Fig. 6. Querschliff durch das Rostrum des Objekts G, *P. cuspidatus*. 9:1.

Fig. 7. Horizontalschliff durch das Ende des Rostrums des Objekts G. 12:1.

Fig. 8. Medianer Horizontalschliff durch einen Zahn des Objekts G. 13:1.

Fig. 9. Medianer Horizontalschliff durch den ersten Zahn am Rostrum von G. 20:1.

Fig. 10. Totalpräparat eines Zahnes des Objekts G, um den Verlauf der Vasa zu zeigen. 40 : 1.

Fig. 11. Totalpräparat eines Zahnes der unter H genannten Objekte. 25 : 1.

## Tafel 4.

Fig. 1. Teil eines Horizontalschliffes eines Zahnes des Objekts G. 95 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch die Spitze eines Zahnes des Objekts G. 95 : 1.

Fig. 3. Desgl., weiter nach der Basis. 60 : 1.

Fig. 4. Desgl., noch näher der Basis. 13 : 1.

Fig. 5. Desgl., durch die Basis. 13 : 1.

Fig. 6. Horizontalschnitt durch einen Abschnitt des Rostrums des Objekts F, *P. zysron*. 9 : 1.

Fig. 7. Basaler Abschnitt des vorigen. 280 : 1.

Fig. 8. Horizontalschnitt durch den Zahn des Objekts D, *P. cuspidatus* (kombiniert). 11 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch die Hälfte des Rostrums des Objekts D. 16 : 1.

Fig. 10. Hakenabschnitt (horizontal) des Zahnes vom Objekt D. 140 : 1.

## Tafel 5.

Fig. 1. Basaler Abschnitt eines Horizontalschnittes durch den Zahn des Objekts D. 380 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch den Zahn des Objekts D. 95 : 1.

Fig. 3. Desgl., mehr basalwärts im Bereiche des Hakens. 45 : 1.

Fig. 4. Teil eines Horizontalschnittes durch einen Zahn des Objekts C, *P. perroteti* (ergänzt). 140 : 1.

Fig. 5. Horizontalschnitt durch einen Zahn des Objekts E, *P. sp.* 20 : 1.

Fig. 6. Teil eines Querschnittes an der Basis des Zahnes vom Objekt E. 870 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch das Rostrum des Objekts C, *P. perroteti*. 6 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch die Hälfte des Rostrums des Objekts B, *P. pectinatus*. 25 : 1.

Fig. 9. Teil eines Horizontalschnittes durch einen Zahn des Objekts B. 140 : 1.

## Tafel 6.

- Fig. 1. Querschnitt durch die Spitze des Zahnes vom Objekt B. 170 : 1.  
Fig. 2. Desgl., mehr basalwärts. 170 : 1.  
Fig. 3. Desgl., noch weiter nach der Basis hin. 140 : 1.  
Fig. 4. Desgl., noch näher der Basis. 60 : 1.  
Fig. 5. Desgl., durch die Basis. 95 : 1.  
Fig. 6. Teil des Querschnittes von Fig. 4. 590 : 1.  
Fig. 7. Teil des Querschnittes von Fig. 5. 590 : 1.  
Fig. 8. Horizontalschnitt durch einen Zahn des Objekts A, *P. perrotteti*. 40 : 1.



*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Beiträge zur Kenntniss der Haftscheibe von *Echeneis*.

Von

**Reinhard Houy.**

Mit Tafel 7–10 und 1 Abbildung im Text.

---

Die auf der Oberseite des Kopfes der Fischgattung *Echeneis*, der sogenannten Schiffshalter<sup>1)</sup> angebrachte Haftscheibe, deren Untersuchung die Aufgabe des Folgenden bildet, hat schon mehrfach die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen. Entweder war der physiologische Gesichtspunkt, die Frage nach der Funktion dieses Organs und der Bedeutung seiner Teile für dieselbe, maßgebend oder aber die Frage nach der morphologischen Natur dieses Gebildes. Die Letztere allein soll hier uns beschäftigen. Für die Beantwortung dürften im wesentlichen nur zwei Möglichkeiten gegeben sein: entweder stellt die Scheibe das Erzeugnis einer lokalen Umwandlung der Körperhaut dar, oder man darf sie betrachten als das Produkt der Umbildung eines andern Organs, das gewöhnlich andere Gestalt und andere Funktion hat. Der erstern Ansicht neigt meines Wissens nur KNER zu, der 1860 (p. 768–769) die Bezeichnung der in der Kopfscheibe enthaltenen queren Leisten als ein Hindernis für den Vergleich mit Strahlen einer Rückenflosse ansieht und 1861 (p. 62) im Anschluß an seine Auffassung der Rückenstacheln von *Gasterosteus*, die er als „umgebildete Schilder“

---

1) ἐχενήις = Schiffshalter.

und nicht als Flossenstacheln betrachtet, die Kopfscheibe von *Echeneis* „als ein Hartgebilde der Haut“ deutet.

Die zweite Auffassung hat dagegen zahlreiche Anhänger. Sie ist nach GÜNTHER (1860, p. 387) zum erstenmal von F. S. VOIGT 1837, p. 482 u. 835 seines „System der Natur“ aufgestellt worden. Dieses Werk war mir nicht zugänglich; ich finde aber eine ganz entsprechende Darstellung in seinem Lehrbuch der Zoologie (1837 Vol. 3, p. 262). Hier heißt es: „Eine vordere Stirnflosse legt ihre Strahlen zu beiden Seiten auseinander, so daß sie eine platte Scheibe bildet, deren aus den Strahlen entstehenden Querplatten hinten gezähnt sind. . . . Die andere, oder scheinbar einzige Rückenflosse ist auch, . . .“ Dieser Ansicht haben sich fast alle Zoologen angeschlossen, sowohl die Verfasser der meisten Lehrbücher als auch eine Reihe von Forschern, insbesondere BAUDELLOT (1867), NIEMIEC (1885) und STORMS (1888), die es unternommen haben, in besondern Arbeiten ihre Richtigkeit zu prüfen und zu beweisen. Dabei besteht indessen zwischen ihnen keineswegs eine völlige Übereinstimmung darüber, in welcher Art und Weise die Umbildung der vordern Rückenflosse zu der auf dem Kopfe gelegenen Saugscheibe vor sich gegangen sein mag. VOIGT (1837) betrachtet die Haftscheibe als eine Rückenflosse, deren Strahlen zu beiden Seiten auseinandergelegt und so zu den hinten gezähnten Querplatten der Scheibe geworden sind. BAUDELLOT (1867) ist der Ansicht, daß der paarig angelegte Flossenstrahl sich geteilt habe und daß seine beiden Hälften in eine wagrechte Fläche niedergebogen seien. NIEMIEC (1885) hält es für unmöglich, Homologien zwischen den Elementen der Scheibe und den einer Rückenflosse durchzuführen. STORMS (1888) endlich vertritt die Ansicht, daß die Lamellen sich als seitliche Fortsätze der Basis des Rückenstrahls gebildet hätten, während dieser selbst rudimentär wurde.

Wenn ich es unternahm, einen Beitrag zur Kenntniss der Haftscheibe von *Echeneis* zu liefern, so machte ich es mir zur Aufgabe, die von frühern Autoren veröffentlichten Arbeiten nachzuprüfen oder zu ergänzen und womöglich weitere Argumente für die Richtigkeit der von der Mehrzahl der Zoologen vertretenen Ansicht zusammenzutragen.

GÜNTHER, BAUDELLOT, BECK, NIEMIEC und STORMS hatten sich darauf beschränkt, den grobanatomischen Aufbau der Haftscheibe zu studieren und klarzulegen. Sie untersuchten das Skelet und die Muskulatur und bemühten sich, diese mit den entsprechenden

Teilen der Rückenflosse zu vergleichen bzw. deren Übereinstimmung nachzuweisen. Wenn Einigen von ihnen auch der Vergleich bis zu einem gewissen Grade gelang, so blieben ihre Ergebnisse doch von einem klaren Beweis für die Homologie entfernt, was schon daraus hervorgeht, daß z. B. BECK selbst Zweifel an der Richtigkeit seiner Schlußfolgerung nicht ganz unterdrücken kann, während NIEMEC sogar einen Vergleich überhaupt für ausgeschlossen hält. Es mußten also noch andere Wege der Untersuchung eingeschlagen werden, und ich unternahm es deshalb, auch den bisher noch nicht berücksichtigten mikroskopisch-anatomischen Bau des Haftorgans zur Untersuchung heranzuziehen.

Meine Arbeit entstand während der Jahre 1906/1908 im Zoologischen Institut der Universität Gießen. Ich nehme an dieser Stelle die Gelegenheit wahr, Herrn Prof. SPENGLER für die freundliche Anregung zu vorliegender Arbeit, für die gütige Beschaffung des Materials und nicht zum mindesten für seine liebenswürdige Unterstützung verbindlichsten Dank auszusprechen. Ferner verpflichten mich die Assistenten des Zoologischen Instituts, die Herren Dr. RAUTHER, Dr. VERSLUYS, Dr. STREIFF und Dr. DEMOLL, die mir alle in freundlichster Weise zur Seite standen, zu großem Danke.

### Material.

Das mir zu meinen Untersuchungen zur Verfügung stehende Material bestand in 16 Exemplaren, die 4 Arten repräsentierten: *E. naucrates* L., *E. remora* L., *E. osteochir* CUV., *E. holbrookii* GÜNTHER. Die beiden letzten Arten hatte Herr G. A. BOULENGER vom Britischen Museum in London die Güte für das Zoologische Institut zu bestimmen. Für histologische Untersuchungen war nur das Material von *E. osteochir* geeignet, von dem das Zoologische Institut 3 trefflich konservierte Exemplare von MARCO CIALONA in Messina erworben hatte. Mikroskopisch-anatomische Untersuchungen stellte ich an einem der Sammlung des Zoologischen Instituts gehörigen Exemplar von *E. remora* an und zwar, indem ich den Kopf in zwei Längshälften teilte und die eine derselben in eine Querschnittserie von 20  $\mu$  zerlegte. Zur Skeletierung wurde *E. naucrates* verwandt, während 1 Exemplar von *E. remora* die Muskelpreparate lieferte.

Da *E. osteochir* eine bisher wenig bekannte Art ist, deren Beschreibung sich in GÜNTHER, Catalogue of Fishes, nicht findet und die meines Wissens niemals abgebildet worden ist, so gebe ich in





Fig. A.  
*Echeneis osteochor*. Seitenansicht.  
1:1.

Fig. A. eine nach einer Photographie hergestellte Seitenansicht von *E. osteochir* in natürlicher Größe und füge in Folgendem einige kurze Angaben über die Saugscheibe dieser Art bei. *E. osteochir* unterscheidet sich von allen von mir untersuchten Arten in erster Linie durch die Ausdehnung ihrer Saugscheibe nach hinten, die das Ende der Brustflossen weit überragt. Ferner sind die Lamellen in longitudinaler Richtung viel breiter und die Hauttaschen zwischen ihnen viel geräumiger. Außerdem erstrecken sich die Lamellen fast bis auf den äußersten Rand der Scheibe. Bemerkenswert ist weiterhin die Stellung der Zähnchen auf den Plättchen. Sie sind oft regellos angeordnet, sehen nur wenig aus der Epidermis hervor oder sind zuweilen ganz von dieser verdeckt. Im Gegensatze zu den andern mir bekannten Arten stehen die Zähnchen nicht auf dem freien hintern Rande eines Plättchens, sondern werden noch von einem schmalen Hautsaum überragt. Bei allen 3 Exemplaren fand ich 17 Plättchenpaare, ihre Körperlänge betrug ungefähr 17 cm.

### Technisches.

Zu histologischen Zwecken fertigte ich Schnitte in der Dicke von 5 und  $7\frac{1}{2} \mu$  durch den weichen Saum der Flosse an und färbte sie mit HANSEN'schem Eisenhämatein oder BÖHMER'schem Hämatoxylin (nach HANSEN), nachdem sich andere Färbemethoden als weniger günstig erwiesen hatten. Die zur mikroskopisch-anatomischen Untersuchung hergestellte Schnittserie von  $20 \mu$  wurde mit BÖHMER'schem Hämatoxylin (nach HANSEN) und mit Orange-G gefärbt.

Für die morphologische Deutung der Saugscheibe würden uns theoretisch betrachtet, verschiedene Wege offen stehen. Man könnte erstens sein Augenmerk auf verwandte Fische richten und nach Übergangsformen suchen. Ferner wird man nach fossilen Vorläufern auszuschauen haben, in der Hoffnung, unter ihnen solche mit einer noch weniger ausgebildeten Saugscheibe zu finden. Endlich wäre durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, für die wahrscheinlich eine möglichst geschlossene Reihe von postembryonalen Stadien hauptsächlich zu berücksichtigen sein würde, die allmähliche Ausbildung der typischen Saugscheibe festzustellen. Auf jedem einzelnen dieser drei Wege wäre möglicherweise eine sichere Beantwortung der Frage nach der morphologischen Natur der Scheibe zu erlangen.

Wie steht es nun mit den Verwandten der Gattung *Echeneis*?

Bisher rechnete man diese allgemein der Familie der Scombriden zu. Aber schon GILL (1883) und neuerdings BOULENGER (1904, p. 691) haben diese Verwandtschaft bestritten. BOULENGER sagt darüber: „Trotz einer oberflächlichen äußern Ähnlichkeit mit dem Genus *Elacate* besitzt der Saugfisch sicher keine Verwandtschaft mit jenem Genus oder andern Scombriformes, wie zuerst GILL beobachtet hat. Sie sind wahrscheinlich von Perciformes abgeleitet, aber von welcher Familie, läßt sich unmöglich sagen.“ Mag dem aber sein wie ihm wolle, möge *Echeneis* zu den Scombriden gehören oder zu den Perciformes: Es finden sich in keiner der beiden Gruppen irgendwelche Formen, die einen Übergang von Rückenflosse zur Saugscheibe auch nur andeuteten, vielmehr ist die hier vorhandene vordere Rückenflosse stets flossenartig gebildet.

Etwas bessere Ausbeute hat die Paläontologie ergeben. Von *Echeneis* ist nur ein einziges fossiles Exemplar bekannt und zwar aus dem Glarner Fischechiefer.<sup>1)</sup> WETTSTEIN (1887) hat dieses als *E. glaronensis* beschrieben, COPE (1890) hat später dafür den Gattungsnamen *Opisthomyzon* aufgestellt. Über die Unterschiede der fossilen Form und der rezenten Vertreter entnehme ich WETTSTEIN (1887, p. 82) die folgenden wichtigsten Angaben: „Der Hauptunterschied zwischen den fossilen Vertretern und den lebenden Formen liegt in der Grösse der Haftplatte und in der Anzahl der Lamellen. Von Letzteren sind in der fossilen Art nur sechs vorhanden, während die rezenten Vertreter deren 12—27 besitzen. Die ganze Platte ist dort in der Gesamtlänge des Fisches 13mal enthalten, bei den rezenten Arten dagegen  $4\frac{3}{4}$ — $2\frac{1}{3}$ mal. Die ganze Platte begann erst hinter der Schädeldecke, während sie bei den lebenden Species schon bei den Nasenlöchern ihren Anfang nimmt.“

Diese Angaben WETTSTEIN's und seine Abbildung von *E. glaronensis* würden dafür sprechen, daß eine Verschiebung der Haftscheibe von hinten nach vorne stattgefunden hat, ferner dafür, daß die Umwandlung der Rückenflosse in eine Haftscheibe erfolgt ist, ehe diese sich noch auf den Kopf verschoben hat. Aus der geringen Zahl der in longitudinaler Richtung verhältnismäßig breiten Plättchen wäre ferner darauf zu schließen, daß in der Gattung eine fortschreitende Zunahme der Zahl der gleichzeitig schmaler werdenden Plättchen

---

1) Früher als Eocän, jetzt als Mitteloligocän betrachtet, s. EMANUEL KAYSER, Lehrb. d. geolog. Formationskunde, 2. Aufl., 1902, p. 490.



eingetreten wäre. Man wird indessen mit diesen Schlußfolgerungen immerhin etwas vorsichtig sein müssen, denn bei Betrachtung der schönen, nach einer Photographie wiedergegebenen Figur WETTSTEIN's ist kaum zu verkennen, daß 1. die Saugscheibe nicht ganz vollständig erhalten ist, sondern ihr ein wenn auch wahrscheinlich nur kleines Stück vorne fehlt; 2. daß der Schädel vollständig auseinandergebrochen ist, wobei die Scheibe aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben worden sein kann. Immerhin aber, zugegeben, daß ein Teil der Scheibe fehlt und daß diese verschoben, ist eines sicher: bis auf das vordere Kopfbende kann sie sich bei dem fossilen Tier unmöglich erstreckt haben. Die Scheibe kann wohl ein Stück länger gewesen sein, aber nicht so erheblich, daß sie den ganzen Kopf bedeckt haben würde. Ferner spricht die Rauheit der vorgelagerten Stirnbeine, die bei den rezenten Vertretern wie alle andern von der Saugscheibe bedeckten Schädelknochen vollständig glatt sind, dafür, daß die Scheibe nicht auf das vordere Kopfbende gereicht hat. Es mag also sein, daß die Haftplatte der fossilen Art die hintere Schädelgrenze nach vorne noch überragt hat, jedenfalls aber muß sie auf den hintern Teil des Kopfes beschränkt geblieben sein. Nach diesem Befund widerspricht also die Beschaffenheit der Saugscheibe der ältesten bekannten *Echeneis*-Art der Theorie nicht.

Auf dem Wege der entwicklungsgeschichtlichen Forschung endlich eine Beantwortung der Frage nach der morphologischen Natur der Scheibe zu erhalten, war ganz unmöglich, da meines Wissens ontogenetisches Material irgend einer *Echeneis*-Art bisher nirgends gefunden worden ist.

Da demnach auf den eben erwähnten Wegen ein positiver Beweis sich nicht hat erbringen lassen, so blieb auch mir nichts anderes übrig als die anatomische Untersuchung der Scheibe, um, wie meine Vorgänger, aus den Befunden hier womöglich Schlüsse abzuleiten, also statt des direkten den indirekten Beweis zu versuchen. Während die frühern Bearbeiter sich im wesentlichen auf eine grobanatomische Untersuchung der Saugscheibe beschränkt haben, insbesondere ihres Skelets und der damit in Zusammenhang stehenden Muskulatur, habe ich es mir angelegen sein lassen, außerdem den feinem Bau der Haut und die Nervenversorgung der Scheibe zu berücksichtigen, und glaube dabei zu einigen Ergebnissen gekommen zu sein, die für die Beurteilung der Morphologie der Scheibe nicht ohne Wert sind.

Die Haftscheibe der Gattung *Echeneis* (Taf. 7, Fig. 1) bedeckt bei den rezenten Vertretern das Schädeldach in voller Breite und erstreckt sich vom vordern Schnauzenrande bis weit über die hintere Schädelgrenze und in einer wechselnden Ausdehnung noch ein beträchtliches Stück über den Ursprung der Brustflossen hinaus (Fig. A). Von ovaler Gestalt, vorne etwas spitzer als hinten, trägt sie eine Anzahl von Querlamellen<sup>1)</sup>, die fast die ganze Breite der Scheibe einnehmen und sich dachziegelförmig überdecken. Die Lamellen, auf deren hintern Rande mehrere Reihen kleiner Zähnen sitzen (Taf. 7, Fig. 2), nehmen der ovalen Form der Scheibe entsprechend nach ihren beiden Enden hin an Breite allmählich ab. Zwischen je zweien von ihnen senkt sich die Haut zu einer Tasche ein, die sich beim Aufrichten jener erweitert, was in dem Mechanismus der Scheibe eine wesentliche Rolle spielt. In der medianen Linie der Haftscheibe verläuft in longitudinaler Richtung eine dünne, nach ihrem freien Rande etwas verdickte Hautfalte, die jene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften teilt. Die Falte verbindet die einzelnen Lamellen genau in ihrer Mitte miteinander und setzt sich als dünnes Septum bis auf den Grund jeder Hauttasche fort, wodurch diese wiederum in eine rechte und eine linke zerfällt. Die Gesamtheit der Lamellen wird ringsum von einem fortlaufenden Saum umgeben, der sich nach außen hin frei erhebt.

Ich werde zunächst den Bau der Lamellen besprechen und daran die Besprechung des Scheibenrandes anschließen.

### Das Skelet der Haftscheibe.

Jede Lamelle enthält in ihrem Innern ein System von 4 kleinen Knochen, die sich in wesentlich gleicher Gestalt in jeder Lamelle wiederholen. (Über gewisse Abweichungen s. u.) Für diese Knochenstücke sind von frühern Autoren verschiedene Benennungen gebraucht worden; ich habe mich möglichst an die von NIEMIEC (1885) gebrauchten Bezeichnungen angelehnt.

Die 4 Teile einer Lamelle oder eines Scheibensegments bestehen  
1. aus einem Paar zahntragender Stücke oder Zahnträger (bei

---

1) Die Anzahl der Lamellen, die der Scheibe den Anschein einer Segmentierung verleihen, ist nach den Arten verschieden, aber in der einzelnen Art nicht immer konstant und darf deshalb bei ihrer Bestimmung nur in beschränktem Maße als spezifisches Merkmal herangezogen werden.

BAUDELLOT: les rayons; BECK: Zahnplatten; NIEMIEC: les porte-dents; STORMS: the pectinated lamellae);

2. aus dem unpaaren bügelförmigen Stück (bei BAUDELLOT: Osselet articulaire; BECK: Fußplatte; NIEMIEC: Os trabéculaire; STORMS: the intercalary bone);

3. aus dem unpaaren stachelförmigen Stück (bei BAUDELLOT: Os interspinaux; BECK: Knochenstachel; NIEMIEC: les interspinalia; STORMS: the interneural ray).

Diese 4 Teile sind so angeordnet, daß ventral das stachelförmige Stück, darauf das bügelförmige und dorsal die Zahnträger liegen, deren die Haut durchbohrende Zähnchen allein von außen sichtbar sind. Sämtliche Knochenteile der Haftscheibe sind miteinander durch Bindegewebe verbunden. Ich erwähne besonders eine starke sehnige Membran, die auf der ventralen Seite der Scheibe in der medianen Linie derselben longitudinal verläuft und die stachelförmigen Stücke miteinander verbindet.

An jedem zahntragenden Stück (Taf. 7, Fig. 7) lassen sich ein Körper und 2 Fortsätze unterscheiden. Der Körper stellt ein dünnes, sanft geschweiftes Knochenplättchen dar, das sich nach der medialen Seite zu stark verdickt. Hier geht er in einen, ein paar mm langen, nach vorne und unten schwach bogenförmig gekrümmten Fortsatz über, den ich das Tuber nennen werde. Weiter verlängert sich der Körper bis zur medianen Linie der Scheibe in einen zweiten Fortsatz, der etwas breiter als der Körper, aber bedeutend dünner ist. An seiner Unterseite findet sich eine grubenförmige Vertiefung, die Fossa, die sich ziemlich scharf von dem verdickten Ende des Körpers absetzt. Hinter dieser Grube zeigt der Rand des Fortsatzes eine wulstartige Verdickung, die ich Limbus nenne. Der Körper selbst bildet mit dem letzterwähnten Fortsatz den hintern bezahnten Rand des Zahnträgers.

Jedes unpaare bügelförmige Stück (Taf. 7, Fig. 4) ist ein flaches, in der Mitte etwas verbreitertes Knochenstäbchen, dessen beide Enden in je 1 kleine Schaufel auslaufen. Eine solche besteht aus 2 in einem nach unten geöffneten stumpfen Winkel zueinander geneigten Abschnitten. Von Bedeutung ist eine auf dem medialen Ende jeder Schaufel sich erhebende, leicht nach hinten gebogene Crista, die den Vorderrand des zugehörigen zahntragenden Stückes umgreift. Die bügelförmigen Stücke, deren jedes so breit ist wie 2 Zahnträger zusammen, sind derart angeordnet, daß der hintere



Abschnitt jeder Schaufel immer von dem vordern Abschnitt der nächsthintern bedeckt wird, also umgekehrt dachziegelförmig.

Der 3. Knochenteil endlich ist das stachelförmige Stück (Taf. 7, Fig. 5 u. 6). Es ist ein in der medianen Linie angebrachter, von vorn nach hinten sanft bauchwärts geneigter, dünner Knochenstachel. An seinem obern vordern Ende verbreitert er sich zu 2 kleinen seitlichen Flügelchen, die an ihrer nach oben gelegenen Seite 2 kleine Vertiefungen tragen. Alle aufeinander folgenden stachelförmigen Stücke überdecken sich mehr oder weniger dachziegelförmig und sind durch die mediane Sehne fest miteinander verbunden.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß die Skeletstücke in Beziehung zur Gestalt der Scheibe eine wesentliche Veränderung erfahren. Wie aus den Figg. 9, 10 und 11 auf Taf. 7 ersichtlich wird, betrifft diese Umänderung besonders die bügelförmigen Stücke. Die Figuren stellen die 3 letzten von diesen dar. Man kann leicht erkennen, wie der Winkel zwischen den beiden Schaufeln, deren Gestalt sich schon selbst wesentlich verändert hat, immer kleiner wird, bis endlich das bügelförmige Stück zu einer einzigen Knochenscheibe geworden ist. Dieses liegt auf der Scheibe in der von dem vorletzten gebildeten runden Lücke, in die es genau hinein paßt. Es ist hier weder das zugehörige zahntragende, noch das stachelförmige Stück vorhanden. Außer *E. naucrates* habe ich die letzten Scheibensegmente nur noch von *E. osteochir* untersucht und gefunden, daß das letzte bügelförmige Stück ebenfalls eine kleine Knochenscheibe darstellt, die noch 2 kleine nach vorne gerichtete Fortsätze trägt, die über dem vorhergehenden liegen. Es ist möglich, daß dieser Teil auch bei den andern *Echeneis*-Arten Verschiedenheiten aufweist. Das bügelförmige Stück des vordersten Scheibensegments ist mit seinem zugehörigen Knochenstachel zu einem kleinen ankerförmigen Knochen verwachsen (Taf. 7, Fig. 8).

Was die Substanz der Knochen angeht, so ist diese glasartig durchscheinend und wird von zahlreichen Längsröhren durchzogen, die ihrerseits durch kürzere, oft viel breitere Querröhren anastomosieren. In den Röhren verlaufen Blutgefäße, seltner auch Bindegewebsfasern.

Besonderes Interesse bieten die Zähnnchen dar, die längs des freien Randes jedes Zahnträgers in 3—4 übrigens unregelmäßigen Reihen dicht nebeneinander stehen. Ihre Spitzen, die mit mehr oder weniger ausgeprägt kammartigen Einschnitten versehen sind, ragen



teilweise aus der Epidermis hervor, teilweise sind sie in ihr gänzlich versteckt. Dies läßt sich daraus erklären, daß die umgebenden Gewebe, die außerordentlich gefäßreich sind, anschwellen und die freien Zahnschmelzspitzen verdecken. Hierfür spricht auch das Verhalten der Epidermis zu den Zähnen, die eine tiefe, sackförmige Einstülpung um jedes derselben bildet.

Ich habe es mir angelegen sein lassen, die Zähne auf das sorgfältigste zu untersuchen, und habe dabei gefunden, daß wir es hier keineswegs mit wahren Zähnen zu tun haben. Es sind vielmehr solide Gebilde, die aus einer fein konzentrisch geschichteten Substanz bestehen, welche ohne Grenze in diejenige des knöchernen Zahnträgers übergeht, so daß jede Beweglichkeit ausgeschlossen ist. Auch geht in den Schnitten die Schichtung der Zähne manchmal ganz deutlich in die des Knochens der Zahnträger über. Sie haben denselben Charakter wie dieser und enthalten ebenfalls keinerlei Zellen. Auch verschiedenen Farbstoffen gegenüber zeigen die Zähne dasselbe Verhalten wie die Knochensubstanz der Zahnträger. Von wahren Zähnen unterscheiden sich die Zähne der Scheibe dadurch, daß sie weder eine Pulpahöhle noch Odontoblasten oder Dentinröhrchen aufweisen. Sie sind also lediglich Fortsätze der Knochensubstanz der zahntragenden Stücke; wahre Zähne sind sie nicht (Taf. 8, Fig. 21).

### Der Scheibenrand.

Die knöchernen Teile der Haftscheibe werden von einem beweglichen Randwulste von derber Konsistenz ringsum umschlossen. Die Epidermis ist hier von zahllosen Becherzellen durchsetzt und infolgedessen stark schleimabsondernd. Das unbewaffnete Auge erkennt in ihr kleine weiße Punkte, die, wie später ersichtlich wird, eigentümliche Sinnesorgane sind. Dem Scheibenrande ist ein zusammenhängendes, ringförmiges Gewebepolster von knorpelähnlicher, elastischer Beschaffenheit eingelagert, das von den lateralen Rändern der buegelförmigen Stücke seinen Anfang nimmt und sich bis in den äußersten Scheibenrand erstreckt (Taf. 8, Fig. 19).

Das Gewebe des Polsters setzt sich zusammen aus großen polygonalen, plasmareichen, mit rundlichen Kernen versehenen Zellen, die gegen die Ober- und Unterfläche des Polsters hin allmählich an Größe abnehmen (Taf. 8, Fig. 19). Diese Zellen berühren sich gegenseitig nicht, sondern sind durch dünne Wände einer sich dunkler färbenden Substanz voneinander getrennt. Daß sie diese nicht all-

seitig berühren, sondern meistens etwas davon getrennt sind, dürfte auf einer geringen Schrumpfung beruhen. Diese Zellenmasse ist von zahlreichen mächtigen Fasersträngen von etwas wechselnder Stärke in dorsoventraler Richtung durchsetzt, die sich an beiden Flächen in eine diese bekleidende starke Schicht gleicher Fasern fortsetzen. Jeder dieser Stränge zeigt eine Zusammensetzung aus vielen feinen Fibrillen, die man einzeln oder zu mehreren vereinigt feinere Stränge bildend sich abzweigen sieht und zwischen die plasmareichen Zellen oft weit hinein verfolgen kann; sie scheinen an den diese trennenden Wandungen zu endigen. Auch von den Fasersträngen der Flächen gehen solche einzelne Fibrillen vielfach ab. Zwischen den die Flächen bekleidenden Fasern sind die Kerne nur von wenig Protoplasma umschlossen.

Die Frage, ob den Fibrillen Kerne zukommen oder nicht, kann ich nicht mit Sicherheit beantworten. Auch differentielle Färbungen, mit deren Hilfe sich hätte feststellen lassen, ob die Fasern etwa elastischer Natur sind, habe ich an dem Objekt nicht vornehmen können. Dagegen lassen die plasmareichen Zellen in dem Randpolster wohl mit Sicherheit einen elastischen Apparat erkennen. Soweit die Ergebnisse reichen, ist das Gewebe kein Knorpel; es hat einen durchaus eigenartigen Charakter, der ohne weitere Untersuchung es nicht gestattet, es in eine der bekannten Kategorien von Gewebsformen einzuordnen.

### Die Muskulatur der Haftscheibe.

Die Muskulatur der Haftscheibe ist bisher von BECK (1879) und NIEMIEC (1885) genauer untersucht worden. BECK hat mit einer einzigen Ausnahme alle Muskeln der Scheibe erkannt, aber seine Angaben über die Ursprungs- und Insertionsverhältnisse derselben sind ungenau, und die Abbildungen, die er gibt, entbehren der Klarheit. Auch die von ihm gewählten Bezeichnungen für die Muskeln — „Muskeln der 1., 2., 3., 4. Reihe“ — sind unzureichend. Weniger brauchbar ist die Arbeit von NIEMIEC. Einerseits sind seine Untersuchungen unvollständig, andererseits enthält die von ihm gegebene Abbildung (tab. 5, fig. 6) sowohl hinsichtlich der Lagerung der Skeletteile zueinander als auch der Ursprungs- und Insertionsverhältnisse der Muskeln, z. B. der *Muscles marginaux*, mannigfache Irrtümer. Die von ihm gebrauchten Namen sind ebenfalls wenig zweckmäßig.

Bei meinen Untersuchungen der Scheibenmuskulatur richtete

ich meine Aufmerksamkeit mit besonderer Sorgfalt auf die Ursprungs- und Insertionspunkte der Muskeln sowie auf die gegenseitigen Lagerverhältnisse dieser. Auch hielt ich es für unerlässlich, eine andere präzisere Nomenklatur einzuführen. Ich habe mich dem in der menschlichen Anatomie üblichen Branche, die Muskeln nach Ursprung und Ansatz zu benennen, angeschlossen, nachdem ich zu diesem Zwecke den in Frage kommenden Teilen der Skeletstücke die hierzu geeigneten Namen gegeben habe.

In Folgendem beziehe ich mich bei der Beschreibung der Muskeln immer nur auf die eine der beiden Scheibenhälften, da sich in beiden die Muskulatur völlig gleich verhält.

Die Muskulatur ist eine außerordentlich komplizierte. Es ist aber möglich, sie hinsichtlich ihrer Ursprungs- und Insertionsverhältnisse in mehrere Gruppen zu teilen, die ihrerseits sich wieder in kleinere Abteilungen sondern.

Es gibt 3 Gruppen von Muskeln: 1. solche, die die verschiedenen Knochenstücke der Scheibe miteinander verbinden: ich nenne sie discale Muskeln; 2. solche, die ihren Ursprung vom Kopfskelet nehmen und an den Skeletstücken der Scheibe inserieren: diese nenne ich capitodiscalen; 3. gibt es Muskeln, die von der Seitenmuskulatur des Rumpfes sich abzweigen und zu den Skeletstücken der Scheibe gehen: es sind die cervicodiscalen.

Die discale Muskulatur spaltet sich ihrerseits wieder in 4 kleinere Gruppen:

1. gibt es solche, die sich, in einer Reihe angeordnet, durch die ganze Scheibe erstrecken und ihren Ursprung von der die stachelförmigen Stücke verbindenden medianen Sehne nehmen; sie verlaufen nach vorn und oben und inserieren an dem Tuber der zahntragenden Stücke, und zwar immer an demjenigen, das direkt nach vorn von der Ursprungsstelle des Muskels folgt. Diese Muskeln nenne ich nach Ursprung und Ansatz spinotubercule Muskeln (Taf. 10, Fig. 23 st).

2. ist eine Anzahl von Muskeln vorhanden, die ebenfalls, in einer Längsreihe angeordnet, von der medianen Sehnenmembran, in der die stachelförmigen Stücke liegen, entspringen; sie gehen zunächst unter dem direkt an ihrer Ursprungsstelle gelegenen bügelförmigen Stück her nach vorn bis zu dem Bügel des nächstvordern Stückes, greifen um diesen herum und treten rückwärts an die Unterseite des dem letztern zugehörigen Zahnträgers, wo sie an dessen Limbus ihren Ansatz nehmen. Dabei kommt der Endabschnitt jedes Muskels in die Fossa zu liegen, so daß auf diese Weise der Muskel vor Ein-



klemmung geschützt wird, wenn beim Aufrichten der Lamellen das zahntragende Stück dem bügelförmigen genähert wird. An der Stelle, an der der Muskel um die Spange des bügelförmigen Stückes herumgreift, wird er eine kurze Strecke sehnig, so daß er in 2 Bäume getrennt wird. Dieser Sehne findet sich ferner eine konkave Knorpelplatte aufgelagert, die mit der entsprechenden, knorpelig überzogenen, konvexen Fläche des Bügels vollständig das Bild eines Gelenkes ergibt. Die Muskeln der eben beschriebenen Art nenne ich *spinolimbale*. Sie liegen bei ventraler Ansicht der Scheibe direkt unter der Reihe der *spinotuberalen* Muskeln, von denen sie durch ein starkes bindegewebiges Septum getrennt sind, und kommen in jedem Segment vor (Taf. 10, Fig. 23 *sl*).

3. gibt es Muskeln, die von der medialen Region der Laminae der bügelförmigen Stücke entspringen und sich alsbald in 2 Bäume teilen. Der vordere von ihnen, der der schwächere ist, setzt sich an das Tuber des zugehörigen Zahnträgers an, während der vordere stärkere zum Tuber des nächstvordern Zahnträgers zieht. Diese Muskeln nenne ich *M. laminotuberales*, ihre beiden Bäume *major* und *minor*; sie sind ebenfalls in jedem Segment der Scheibe vorhanden (Taf. 10, Fig. 23 *lma*, *lmi*).

4. endlich gehört zur discalen Muskulatur noch eine Reihe von Muskeln, die gleichfalls von den eben erwähnten Laminae entspringen, und zwar von ihrem medialen Ende etwas lateral von der Ursprungsstelle der *laminotuberalen* Muskeln, und, fächerförmig ausstrahlend, lateralwärts ziehen, um an der Unterfläche des Scheibenrandpolsters ihren Ansatz zu nehmen. Diese Muskeln, deren Anzahl der der Segmente entspricht, sind die *M. marginales* (Taf. 10, Fig. 23 *m*).

Die 2. Hauptgruppe von Muskeln sind die *capitodiscalen*, die sich wiederum in *M. capitolaminales* (Taf. 10, Fig. 23 *cl*) und *M. capitotuberales* (Taf. 10, Fig. 23 *ctu*) sondern lassen. Die erstern nehmen ihren Ursprung von dem Rande des Schädeldaches, verlaufen schräg nach oben und hinten und setzen sich an die Laminae in der Nähe ihres hintern Randes an. Diese Muskeln sind im vordern Teile der Scheibe kurz, im hintern Teile aber, der nicht mehr über dem Schädeldache liegt, werden sie länger, so daß sie die hintern Laminae erreichen können. Ihr Endabschnitt wird dabei zu einer dünnen Sehne.

Die *capitotuberalen* Muskeln entspringen ebenfalls vom Schädeldach, etwas lateral von der Ursprungsstelle jener, verlaufen schräg



von oben nach vorn und inserieren am Tuber der zahntragenden Stücke; sie können selbstverständlich nur im vordern Teile der Scheibe vorhanden sein, der über dem Schädel liegt. Im hintern Abschnitt werden sie durch ähnlich verlaufende Muskeln, die *M. cervicotuberales* (diese sind auf der Abbildung nicht dargestellt), ersetzt, welche sich von der Seitenmuskulatur des Rumpfes abspalten.

Damit sind wir zu der 3. Hauptgruppe von Muskeln, den cervicodiscalen, gekommen. Zu diesen gehört noch eine Anzahl von Muskeln, die sich gleichfalls von der Seitenrumpfmuskulatur abzweigen, und zwar lateral von den cervicotuberalen. Sie ziehen nach vorn und inserieren am hintern medialen Rande der Laminae. Diese Muskeln sind nur in der hintern Scheibenhälfte vorhanden, während die vordere keine gleichwertigen aufweist: es sind die cervicolaminale Muskeln (Taf. 10, Fig. 23 *cla*).

### Funktionsweise der Saugscheibe.

Bevor wir nun uns über den Bewegungsmechanismus zu orientieren suchen, wird es erforderlich sein, die gegenseitige Verbindung der Hartgebilde kennen zu lernen.

Es wurde bereits hervorgehoben, daß die stachelförmigen Stücke in eine median die Scheibe durchsetzende Bandmasse eingelagert sind, die die Gesamtheit der Stacheln zu einem unbeweglichen System erhebt. Aber auch die mittlere Partie der bügelförmigen Stücke wird durch sie fest mit den Stacheln verbunden. Ein Gelenk existiert hier nicht. Da aber die Schaufeln der Bügel mit dem Mittelstück nur durch eine dünne Spange verbunden sind, so darf man annehmen, daß trotz dieser medianen festen Verbindung durch Torsion dieser Spangen die lateralen Teile Drehbewegungen auszuführen imstande sind.

Das zahntragende Stück ist medial in eine flache Vertiefung der flügelartigen Verbreiterung des Stachels eingelenkt, während es mit dem Bügel an dem medianen Rand der Schaufel durch starke elastische Bindegewebszüge verbunden ist, und zwar an derselben Stelle, an der der Zahnträger vollständig in einer Rinne des Bügels liegt, die durch einen dorsalen Vorsprung (Taf. 7, Fig. 4*c*) gebildet wird. Dieser Vorsprung bestimmt die Grenze, bis zu welcher der Zahnträger bei ruhendem Bügel sich aufzurichten vermag.

Gehen wir nun zu der Funktionsweise der Saugscheibe über, so haben wir zunächst festzuhalten, daß die stachelförmigen Stücke ebenso wie die für den Muskelansatz in Betracht kommenden Skelet-

stücke des Körpers das Punctum fixum darstellen, daß also die Bewegungen sich auf Zahnträger und Bügel beschränken. Ferner ist zu berücksichtigen, daß die dachziegelartige Anordnung der Schaufeln nur eine Neigung derselben — von der Horizontallage ausgehend — nach hinten unten gestattet, mithin eine Bewegung, die dem Niederlegen der Zahnträger entspricht.

Die Muskeln können wir gemäß ihrer Funktion einteilen in solche, die den Zahnträger vertikal stellen (*Mm. spino-, lamino-, capito-, cervicotuberales*), und in solche, die dieses Skeletstück wieder in die Horizontallage zurückbringen (*Mm. spinolimbales*); dazu gesellt sich dann noch die indirekte Wirkung der starken *Mm. capitolaminales*, die der Schaufel die oben erwähnte Neigung nach hinten unten gibt und so den Zahnträger durch den beschriebenen Fortsatz mit der Schaufel nach unten führt. Schließlich sind noch die *Mm. cervicolaminales* zu erwähnen. Sie inserieren an der Schaufel in einer Weise, die eine Drehwirkung als ausgeschlossen erscheinen läßt. Sie sind wohl bis zu gewissem Grade als Antagonisten der capitolaminalen Muskulatur aufzufassen, jedoch nur insofern, als sie eine Ortsveränderung des ganzen Bügels bei Kontraktion der beiden Muskeln verhindern und dadurch die Wirkung der *Mm. capitolaminales* zu einer reinen Drehbewegung gestalten.

Soll nun die Scheibe in Funktion treten, so müssen die Zahnträger aufgestellt werden. Dadurch entsteht in den nun erweiterten Fächern ein luftleerer Raum, wodurch ein Anhaften des Tieres auch ohne die Zähnnchen zustande kommt. Es fragt sich nun: müssen die betreffenden Muskeln ständig in Kontraktion bleiben, um den immerhin ziemlich beträchtlichen Außendruck, der das Fachwerk wieder umzulegen sucht, zu kompensieren? Dies scheint wenig wahrscheinlich. Es darf daher die Vermutung ausgesprochen werden, daß durch die Stellmuskeln die Zahnträger über die Vertikale hinaus aufgerichtet werden, so daß ein Zurückklappen nicht möglich ist; andererseits wird aber auch ein vollständiges Umschlagen durch den Vorsprung (*c*) der Schaufel verhindert, und da auch die Schaufeln selbst durch die Art der gegenseitigen Überlagerung sich nicht über die Horizontale nach vorne zu neigen vermögen, so wird der Zahnträger allein durch den Außendruck in seiner Stellung erhalten. Er ist hierbei etwas schräg auf dem funktionell einheitlichen horizontal gelagerten Schaufelsystem eingestellt und wird auf der Seite, nach der er sich neigt (nach vorn zu), durch den genannten Fortsatz gestützt. Ist diese Annahme richtig, so müssen wir erwarten, daß

die stärkste Muskulatur, die den Zahnträger wieder umlegen soll, nötig ist, um ihn bis zur Vertikalstellung wieder emporzurichten, da er von hier an nach hinten durch den Druck allein weiterhin umgelegt wird. Damit stimmen die Tatsachen überein. Denn der weitaus kräftigste Legemuskel, der *M. capitolaminialis*, setzt an der Schaufel an. Er kann also nur zur Wirkung kommen, solange der Zahnträger aufgerichtet ist und dadurch an den Fortsatz *c* anstößt. Sobald dieser die Vertikale um einen nennenswerten Betrag nach hinten zu überschritten hat, kommt er außerhalb des Führungsbereichs der Schaufel und mithin außerhalb des Wirkungskreises des genannten Muskels.

Damit mag wohl die Gesamtwirkung der Muskulatur gegeben sein. Inwieweit jedoch die einzelnen Muskeln als gegenseitige Antagonisten in Aktion treten müssen, um überall eine reine Drehbewegung zu erhalten, läßt sich nicht für alle Muskelgruppen übersehen.

### Mikroskopisch-anatomische Untersuchung.

Im ersten Teil meiner Arbeit habe ich bereits die Ergebnisse der Untersuchung der Zähnen auf den Zahnträgern sowie des Scheibenrandpolsters vorausgeschickt. Ich werde nunmehr hier die Epidermis zu besprechen haben. Diese habe ich auf die in ihr gelegenen Sinnesorgane hin untersucht und zu diesem Zwecke von einzelnen Stücken des Scheibenrandes eines Exemplars von *E. osteochir* Quer- und Längsschnitte in der Dicke von 5–10  $\mu$  angefertigt.

Ich habe in der Haut des Scheibenrandes 2, möglicherweise auch 3 Arten von Sinnesorganen gefunden. 1 oder 2 davon dürften den von LEYDIG (1850, 1879 u. 1894), F. E. SCHULZE (1862 u. 1870), MERKEL (1880), MAURER (1895) u. A. beschriebenen Organen entsprechen, die meistens als Endknospen bezeichnet werden. Sie sind jedenfalls überwiegend aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt, die sich eng zusammenschließen und eine Knospe bilden. Die Zellen der ersten Art (Taf. 8, Fig. 18) sind länglich und spindelförmig, bestehen aus einem dichten Plasma, und nahe an ihrer Basis liegt ein kleiner, etwas länglicher Kern. Die Knospe selbst besitzt als Ganzes eine birnförmige, in die Länge gezogene Gestalt. An ihrem freien Ende, das gegen die benachbarte Epidermis eine flache Einsenkung bildet, habe ich Sinnes-Stiftchen oder Härchen nicht erkennen können.



Eine zweite Art von Sinnesorganen (Taf. 8, Fig. 17) ist von diesen nur durch ihre äußere Form verschieden. Sie sind ebenfalls aus ganz gleichartigen Zellen zusammengesetzt, die aber etwas kürzer sind und einen mehr rundlichen Kern besitzen. Die Zellen bilden eine Knospe, die von oben nach unten stark zusammengedrückt ist.

Beide Arten von Endknospen ließen sich stets durch diese Formverschiedenheiten recht deutlich voneinander unterscheiden; Übergänge habe ich nicht beobachtet.

Die dritte Form von Hautsinnesorganen (Taf. 8, Fig. 13) steht in ihrem Bau in einem charakteristischen Gegensatze zu jenen beiden ersten, indem sie zu der Kategorie der „End- oder Sinnesbügel“ gehört. Die Organe sind nicht nur deutlich größer, sondern ein solches, ebenfalls knospenförmiges Gebilde ist aus zweierlei verschiedenen Formen von Zellen zusammengesetzt. Die der einen sind nur in ziemlich geringer Anzahl vorhanden, von gedrungener birnförmiger Gestalt, so kurz, daß sie den Grund der Knospe nicht erreichen, und tragen an dem muldenartig vertieften freien Ende der Knospe deutliche anscheinend lange Sinneshaare. Die andern Zellen sind sehr viel zahlreicher, fadenförmig, mit einem stark in die Länge gezogenen Kern und nehmen die tiefern Teile der Knospe ein, während andere von ihnen die birnförmigen Sinneszellen umfassen; es sind die Stützzellen.

In der neuesten Arbeit, die die Hautsinnesorgane der Fische behandelt, in MAURER'S „Epidermis und ihre Abkömmlinge“ werden für *Barbus fluviatilis* und verschiedene andere Teleostee in wesentlich übereinstimmender Weise ebenfalls „Endknospen“ und „Endbügel“ beschrieben. MAURER legt großen Wert auf das verschiedene Verhalten dieser Sinnesorgane zur Epidermis und unterscheidet in dieser Hinsicht zwischen Hoch- und Tieflagerung. Als hochgelagert bezeichnet er solche, die auf einer in die Epidermis hineinragenden fingerförmigen Papille sitzen, als tiefgelagerte solche, wo keine derartige Papille vorhanden ist und die Epidermis dann, wenn die Höhe des Sinnesorgans geringer ist als ihre Dicke, ein kleines Grübchen bildet, an dessen Grunde jenes liegt. Nun sollen die Endknospen sowohl in Hoch- wie in Tieflagerung vorkommen, die Endbügel dagegen nur in Tieflagerung. Das trifft für *Echeneis* nicht zu, denn hier finden sich beiderlei Organe stets in Hochlagerung, also ausnahmslos auf dem Gipfel einer Coriumpapille. Dennoch besteht zwischen ihnen in bezug auf ihr Verhältnis ein großer, sehr viel



wichtigerer Unterschied. Die Sinnesbügel stehen nämlich immer in einer höchst charakteristischen Beziehung zu einem Kanal. In der nächsten Umgebung des Sinnesbügels fand ich stets einen von einem regelmäßigen, annähernd kubischen Epithel ausgekleideten Kanal im Corium (Taf. 8, Fig. 16), ziemlich dicht unter der Epidermis. Bei seiner Verfolgung durch die Schnittserie wurde festgestellt, daß er sich an der Basis der oben erwähnten, den Sinnesbügel tragenden Coriumpapille in die Epidermis hinein und dort anfangs der letztern, schließlich der erstern dicht anliegend, bis zum freien Ende des Sinnesbügels begab, dort durch einen kleinen Porus mit der Körperoberfläche in Verbindung trat und darauf meist an der entgegengesetzten Seite des Sinnesbügels und der Papille wieder ins Corium hinabstieg. In Taf. 8, Fig. 13 gebe ich eine Abbildung nach einem Präparat und in Fig. 15 eine schematische Abbildung, die das eigenartige Verhältnis klar machen werden. Der Querschnitt durch einen Sinnesbügel (Fig. 14) zeigt, daß die dem letztern zugekehrte Seite des Kanals von ziemlich hohen Zellen gebildet wird, während die benachbarte Epidermis die übrigen Teile der Kanalwand bildet. Verfolgt man nun den Kanal umgekehrt in das Corium hinein, so findet man ihn entweder blind endigend oder aber mit dem zu einem andern Sinnesbügel führenden Kanal kommunizierend. Die Richtung des Kanals zum Körper ist verschieden, bald quer, bald longitudinal oder schräg. Der Kanal verbindet immer nur einige wenige Einzelorgane zu kleinen Gruppen.

Aus dieser Schilderung geht hervor, daß die Sinnesbügel im Grunde nicht in der Epidermis selbst liegen, sondern in der Wand eines  $\Omega$ förmig gebogenen Kanales, der über eine Coriumpapille hinüber die Epidermis durchzieht, und zwar auf der Umbiegungsstelle der von jenem gebildeten Schleife.

Endlich sei noch erwähnt, daß man zu diesen Sinnesbügeln oftmals sehr deutlich einen Nervenzweig durch die Coriumpapille hinaufsteigen sieht, während es mir nicht gelungen ist, die die Endknospen versorgenden zu finden. Dagegen enthalten die Basalpapillen von beiderlei Hautsinnesorganen verästelte Pigmentzellen.

Nun noch einige Bemerkungen zur Verteilung der gefundenen Hautsinnesorgane. Endknospen scheinen in der Epidermis der Oberseite der ganzen Saugscheibe überall verbreitet zu sein und finden sich hier inmitten der an Schleimzellen ungemein reichen Epidermis in beträchtlicher Menge. Anders dagegen die Sinnesbügel. Ihr Vorkommen ist auf gewisse Stellen beschränkt, und zwar finden sich

diese stets im Bereiche der Oberseite des Scheibenrandes. Hier stehen die Organe in Gruppen von 2—4, selten etwas mehr, zusammen. Auf jeden Raum zwischen 2 Lamellen der Saugscheibe können mehrere dieser Gruppen kommen, und andere finden sich längs des hintersten und des vordersten der Lamellen entbehrenden Abschnittes derselben. Bei einem Exemplar von *E. osteochir*, von dessen Scheibe ich die hintere Hälfte in Taf. 7. Fig. 2 wiedergegeben habe, zählte ich im ganzen ca. 160 dieser Organe, die man übrigens schon mit unbewaffnetem Auge als weißliche Pünktchen erkennen kann und deren Porenwall mit einer Lupe gut zu sehen ist.

In der Umgebung der Sinneshügel zeigt die Epidermis eine charakteristische Veränderung. Sie ist gegen diese hin deutlich verdickt, nach innen etwas vorgewölbt und bildet eine niedrige wallartige Erhebung um je eines, aber auch wohl mehrere dieser Organe. Das hierdurch ausgezeichnete Gebiet der Epidermis ist stets ganz frei von Schleimzellen.

Aus dem geschilderten Befunde dieser mit einem Kanale ausgestatteten Sinneshügel ergab sich nun naturgemäß die Frage nach dem Wesen dieses Kanales oder, mit andern Worten, ob darin vielleicht ein Teil des Kanalsystems der Seitenlinie zu erblicken sei. Mir scheint, daß diese Frage zunächst verneint werden muß, und zwar, weil Sinneshügel des in Rede stehenden Typus bei *Echeneis* nicht auf die Saugscheibe beschränkt sind, sondern auf Teilen des Körpers ebenfalls vorkommen, die höchstens indirekte, aber bis jetzt nicht durch Beobachtungen nachgewiesene Beziehungen zur Seitenlinie, nämlich zu dem die Sinnesorgane (Sinnesplatten) dieser versorgenden *R. lateralis N. vagi* aufweisen. Es gelingt nämlich, an den oben angegebenen Kennzeichen sowohl mit unbewaffnetem Auge als auch mit der Lupe nicht nur an den Seitenteilen des Kopfes ventralwärts von der Saugscheibe, sondern auch an zahlreichen Stellen des Rumpfes, sowohl dorsal als auch ventral von der Seitenlinie und in recht weitem Abstände von dieser, gleiche Sinneshügel zu erkennen, wie ich sie oben von dem Rande der Scheibe beschrieben habe. Sowohl für den Kopf wie auch für einige der dem Rumpfe angehörigen Organe habe ich mich durch Schnitte von dem durchaus übereinstimmenden Bau dieser Sinneshügel und insbesondere von der Existenz ihres Kanales überzeugt. Da es mir für die in der Nähe der Seitenlinie gelegenen zerstreuten Sinneshügel gelungen ist nachzuweisen, daß sie durch Seitenäste des *R. lateralis N. vagi* innerviert werden, so ist es ja gewiß recht wahrschein-

lich, daß das gleiche auch von den entfernter liegenden gelten wird, aber zu beweisen habe ich es nicht versucht, da die Verfolgung dieser Verhältnisse von meinem Thema zu weit ablag. Sollte sich diese Annahme bestätigen, so erhält natürlich die Tatsache, daß alle Sinnesbügel des Scheibenrandes von dem oben beschriebenen Randaste des *R. lateralis N. vagi* innerviert werden, was mit voller Sicherheit festgestellt werden konnte, für die Frage nach der Natur der Saugscheibe trotz der Verbreitung zahlreicher zerstreuter Sinnesbügel über die gesamte Körperhaut eine große Bedeutung. Ich werde darauf später zurückkommen.

Wenn auch unsere bisherigen Kenntnisse über die Verbreitung der Nervenbügel am Rumpfe der Fische noch beschränkt sind, so kann ich doch wenigstens auf ein Objekt hinweisen, von dem sehr ähnliche Verhältnisse bekannt geworden sind, wie ich sie oben für *Echeneis* festgestellt habe. EMERY (1880, p. 40, 41, fig. 5, 6) beschreibt nämlich für *Fierasfer acus* dorsal und ventral von der Seitenlinie und zwar in verschiedenem Abstände, auf der ventralen Seite bis an die Basis der Analflosse hinabgerückt, Sinnesbügel, die den von mir beschriebenen, abgesehen von dem Mangel einer darunter gelegenen Coriumpapille, im wesentlichen gleichen und (tab. 5, fig. 59) ebenfalls am Grunde eines engen epithelialen Kanales stehen, der bald auf einen einzelnen Sinnesbügel beschränkt ist, bald mehrere oder gar eine ganze Reihe von solchen miteinander verbindet. EMERY hat für sein Objekt die Innervierung aller dieser zerstreuten Sinnesbügel durch Seitenäste des *R. lateralis N. vagi* festgestellt. Besonders eingehend behandelt er die Frage nach der segmentalen Anordnung dieser Organe, worüber seine Schrift nachzulesen ist. Es ist zu erwarten, daß weitere Nachforschungen nach derartigen „kanalikulierten“ Sinnesbügeln sie noch bei zahlreichen andern Fischen werden kennen lehren.

### Die Nervenversorgung der Saugscheibe.

Der einzige, der bisher der Innervation der Saugscheibe seine Aufmerksamkeit geschenkt hat, ist STANNIUS (1849, p. 123). Er schreibt darüber: „Was *Echeneis* anbetrifft, so erhält das Kopfrückenschild seine Nerven gleichfalls durch die dorsalen Aeste der ersten Spinalnerven. An den Kopftheil jenes merkwürdigen Apparates, und zwar sowol an seine Muskeln, als auch an seine häutigen Theile verzweigt sich der ausnehmend starke dorsale Ast des ersten Spinalnerven, sowie auch derselbe Ast des zweiten Spinal-



nerven. Jener gibt zuerst einen äusseren Randnerven ab, welcher von hinten nach vorn um das Schild verläuft und tritt, gleich dem zweiten Nerven, mit seiner Hauptmasse, in mehre Zweige zerfallen. vorwärts und innen zunächst in die Muskeln. Auch die schwächeren, dorsalen Aeste der folgenden Spinalnerven begeben sich in die Muskeln der zweiten Hälfte des Schildes.“

Wir werden sehen, daß diese Beobachtungen größtenteils richtig, aber unvollständig und in einem wichtigen Punkte irrig sind. Auch ich erkannte schon am anatomischen Präparate die Teilnahme starker Nervenstämmen an der Innervation der Scheibe; um deren Ursprung und Verlauf aber im einzelnen kennen zu lernen, mußte die mikroskopische Untersuchung einsetzen, und zu diesem Zwecke habe ich, wie schon oben erwähnt, die rechte Hälfte des Kopfes von *E. remora* in eine Querschnittserie zerlegt.

Ich fand, daß zweierlei Nerven die Haftscheibe versorgen: nicht nur die vordern Spinalnerven, sondern auch ein Ast des Ramus lateralis N. vagi.

Von den Spinalnerven sind es die 5 vordersten, die sich, und zwar mit ihren dorsalen Ästen, an der Innervation der Scheibe beteiligen. Ihren Verlauf möchte ich zunächst an der Hand der Taf. 9 beschreiben und deshalb einige erläuternde Angaben über diese hinzufügen. Die Figur stellt die gesamte rechte Scheibenhälfte mit ihren Nervenbahnen dar, so wie sie sich dem Auge bei einem Blick von oben darbieten würde. Der Verlauf der Nerven ist mit Hilfe der Serie von Querschnitten möglichst genau rekonstruiert worden. Die Spinalnerven sind mit blauer, der R. lateralis N. vagi und seine Äste mit roter Farbe gezeichnet. Während der Verlauf der Scheibenäste des R. lateralis vollständig in die Figur eingetragen wurde, habe ich bei der Darstellung der Spinalnerven im wesentlichen nur die Hauptwege berücksichtigt und kleinere Äste außer acht gelassen. Selbstverständlich ist die Figur stark schematisch gehalten, schon weil alles in eine Ebene eingezeichnet werden mußte und auch die Endverzweigungen nicht alle genau nach dem Objekt wieder gegeben werden konnten. Die schwarz punktierte Linie nahe dem Außenrande der Scheibe soll die Grenze der Lamellen gegen den Scheibenrand markieren, die punktierte Linie an der entgegengesetzten Seite die Grenzlinien der Schädelkapsel und der Wirbelsäule. Punktiert sind ferner Stellen der Nerven, die von andern verdeckt sind, und außerdem zwei kurze Nervenstrecken, in denen der Verlauf nicht sicher festgestellt werden konnte.



Den vordersten Spinalnerven, der im Gegensatz zu den folgenden, aus der Wirbelsäule austretenden noch aus der Schädelhöhle hervorkommt und deshalb vielfach mit einem besondern Namen belegt wird, z. B. von ALLIS (1903) als Occipitalnerv bezeichnet, von M. FÜRBRINGER als Occipitospinalnerv betrachtet wird, zähle ich in dieser Arbeit mit STANNIUS den Spinalnerven als No. 1 zu, weil er sich in der Saugscheibe nicht anders als die übrigen verhält. Den Verlauf der Spinalnerven werde ich jetzt im einzelnen zu beschreiben haben.

Der dorsale Ast des 1. Spinalnerven bildet unmittelbar nach seinem Austritt aus der Schädelhöhle ein starkes ausgedehntes Ganglion (Taf. 9 *g*). Er zieht zunächst eine kurze Strecke dorsalwärts bis zur Höhe des Schädeldaches, biegt dann aber ab und nimmt seinen Verlauf nach vorn. Als außerordentlich starker Nervenstamm — er ist der stärkste aller an der Innervation der Scheibe sich beteiligenden dorsalen Spinaläste — zieht er in horizontaler Ebene, eingelagert in die Längsspalte zwischen Stell- und Neigemuskulatur der Scheibe, in den vordersten Teil derselben; dabei gibt sein Anfangsteil etwa bis zur 6. Lamelle von vorn keinerlei Seitenäste ab. Erst von hier ab beginnt er sich zu verästeln. Während einige kleinere mediale Äste in die Muskulatur treten, entsendet er stärkere laterale Äste, die nach Abgabe zarter Muskelzweige sowie von Ästen für die Haut der Scheibenplättchen ihren Weg zu der Haut des Scheibenrandes nehmen. Diese „Lateraläste“, wie ich sie nunmehr kurz nennen werde, spalten sich ziemlich regelmäßig vom Hauptstamme ab, so daß anscheinend in der Regel einer auf eine Scheibenlamelle kommt. Auch der Vorderrand der Scheibe vor der vordersten Lamelle erhält einige Äste. Endlich ist noch zu erwähnen, daß die beiden hintersten lateralen Äste durch eine annähernd longitudinal verlaufende Commissur — wie deren ähnliche vielleicht auch zwischen den vordern vorhanden sind, aber nicht sicher zu konstatieren waren — untereinander verbunden sind (Taf 9 *e*).

Einen ähnlichen Weg wie der 1. Spinalnerv nimmt der 2. Nachdem er den Wirbelkanal verlassen und ein Ganglion (Taf. 9 *g*<sub>1</sub>) gebildet hat, das bedeutend stärker als das von No. 1 ist, begibt er sich ein Stück in dorsaler Richtung, um ein wenig dorsal von No. 1 und diesem dicht angelagert gleich ihm nach vorn zu ziehen, und zwar bis dahin, wo No. 1 sich zu verästeln beginnt. Aber der 2. Spinalnerv hat im Vergleich zu No. 1 einen kurzen, kaum mehr

als  $\frac{1}{3}$  so langen astfreien Stammteil und fängt schon auf der Höhe des Vagusaustrittes an seine Äste abzugeben, wie No. 1 mediale Muskeläste und lateral etwa 6 Äste zu den nächsten 6 Lamellen und den entsprechenden Randteilen der Scheibe. Auch diese sind untereinander sowie mit dem hintersten Lateralast von No. 1 durch Commissuren verbunden.

Wesentlich dasselbe gilt von No. 3 (Taf. 9  $g_2$ ), dessen Lateraläste abermals etwa 5 Lamellen versorgen. Sie entspringen einem Stamm, der bis dicht hinter das Verzweigungsgebiet von No. 2 reicht und hier mit dessen hinterstem Lateralast durch eine Commissur zusammenhängt. Sein Spinalganglion ist etwas kleiner und ein astfreier Stammteil kaum vorhanden. Sein hinterster Lateralast wendet sich bereits etwas nach hinten, so daß er rückwärts von der Austrittsstelle des No. 3 aus der Wirbelsäule liegt. Die medialen Muskeläste sind in der Figur nicht dargestellt.

Von No. 4 (Taf. 9  $g_3$ ) gehen nur wenige Lateraläste aus, ein vorderster, der sich mit dem hintersten von No. 3 durch eine Commissur zu verbinden scheint, ein zweiter, der sich bald in 2 Äste teilt, und vielleicht noch ein dritter, dessen Ursprungsabschnitt aber nicht sehr deutlich war. Das Verbreitungsgebiet dieser Äste scheinen die hintersten 2 Lamellen zu sein.

Der Spinalnerv No. 5 endlich versorgt mit einigen Lateralästen, die sowohl durch Commissuren mit No. 4 als auch untereinander verbunden sind, den von Lamellen freien Hinterabschnitt der Scheibe. Alle diese Äste sowie auch die hintersten von No. 4 sind stark rückwärts gerichtet.

Die Lateraläste sämtlicher die Scheibe innervierenden Spinalnerven nehmen im Scheibenrande denselben Endverlauf, indem sie sich dort verzweigen und ihre Ästchen durch das Randpolster dorsal zur Haut senden.

Besonders wichtig für die Innervierung der Saugscheibe und charakteristisch für die Nervenordnung in dieser sind demnach die Lateraläste, von denen vielleicht einer auf eine Lamelle kommen mag. Dieses Verhältnis ließ sich jedoch nicht ganz genau und sicher feststellen, da es nicht immer möglich war zu entscheiden, was ein Seitenast selber oder nur ein Nebenast desselben oder in manchen Fällen auch vielleicht eine Commissur war.

Ich möchte hier noch kurz auf die Bedeutung der spinalen Lateraläste eingehen. Man wird sich erinnern, daß ich das Vorkommen zahlreicher gewöhnlicher Sinnesknospen in der Haut des

Scheibenrandes konstatiert habe. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich annehme, daß diese von den Lateralästen, die alle in so auffälliger Weise zu den obern Hautpartien des Scheibenrandes sich begeben, innerviert werden. Da ich außer den Spinalnerven nur noch die Teilnahme des R. lateralis N. vagi an der Innervation der Scheibe habe feststellen und von letzterm mit Sicherheit nachweisen können, daß er in keinerlei Beziehung zu jenen gewöhnlichen kleinen Knospen steht, so ist kaum eine andere Art der Versorgung dieser als durch die spinalen Lateraläste denkbar.

Man wird in obiger Darstellung die Hauptpunkte der von STANNIUS gegebenen Beschreibung wiederfinden. STANNIUS hat aber, wie oben erwähnt, noch einen „äußeren Randnerven“ geschildert, „welcher von hinten nach vorn um das Schild verläuft“ und der nach seinen Angaben ein Ast des ersten Spinalnerven wäre. Dieser Randnerv ist tatsächlich vorhanden, aber in bezug auf seine Herkunft hat STANNIUS sich geirrt. Meine Untersuchungen haben nämlich ergeben, daß er vielmehr eine Abzweigung des R. lateralis N. vagi darstellt, dessen Ausbreitung ich nunmehr besprechen werde.

Der N. vagus (Taf. 9 *Nv*) entspringt mit 2 Wurzeln aus dem Gehirn, einer vordern höher gelegenen und einer hintern, von denen nur die vordere, die den Anfang des R. lateralis darstellt, hier von Interesse ist. Von der Austrittsstelle des N. vagus aus der Schädelkapsel zieht er zunächst lateralwärts, um alsbald abzubiegen und in gerader Richtung durch die Muskelmassen des Rumpfes seinen Weg nach hinten zu nehmen. An dieser Abbiegungsstelle (Taf. 9 *a*) spaltet sich ein kräftiger Ast ab, und dieser zieht in einem nach hinten gerichteten Bogen lateralwärts und wieder etwas nach vorn über den Schultergürtel hinaus zum Rande der Haftscheibe, den er ungefähr in seiner Mitte erreicht. Hier teilt er sich plötzlich und schickt in horizontaler Richtung 2 Äste nach vorn und 1 nach hinten, die etwa parallel dem Scheibenrande direkt unter der Haut, am Grunde der die Saugscheibe vom Kopfe bzw. dem Rumpfe absetzenden Furche, verläuft. Der eine der beiden vordern Äste erstreckt sich weit nach vorn und verzweigt sich erst dann, während sich der andere alsbald mehrmals spaltet, so daß oft 3 Zweige nebeneinander herlaufen. Diese Nerven verzweigen sich in den Scheibenrand, und ihre Zweige schicken dann je einige Ästchen aufwärts durch das Polster hindurch zur Haut. Der in dem hintern Teil der Scheibe verlaufende Ast spaltet sich nicht mehr, sondern



gibt in ziemlich regelmäßigen Abständen Zweige ab, die dann ihrerseits die letzten Ausläufer durch das Polster zur Haut entsenden. Ob die Vagusäste an beiden Enden der Scheibe mit den von der entgegengesetzten Seite kommenden Vagusästen anastomosieren, vermag ich nicht zu sagen. Den Verlauf der Endzweige des Vagusrandastes konnte ich in mehreren Fällen bis zu den großen in die Epidermis des Scheibenrandes eingebetteten Sinnesknospen, die schon oben eine eingehende Schilderung erfahren haben, verfolgen, und dadurch die Innervierung derselben durch einen Ast des *N. lateralis N. vagi* zweifellos feststellen. Diese Sinnesorgane bedingen durch ihre gruppenweise Anordnung auf dem Scheibenrande eine ziemlich regelmäßige Abzweigung der je eine Gruppe versorgenden Nervenästchen des Randnerven. Jede Knospe erhält ihren Zweig, der durch die Papille bis zur Basis der Knospe aufsteigt. Wie er sich hier im einzelnen verhält, habe ich an meinen Präparaten nicht feststellen können.

Auf Taf. 10 habe ich noch 2 Figuren gezeichnet, die den Verlauf eines spinalen Lateralastes und des Vagusrandastes im Querschnittsbilde gesehen darstellen. Fig. 24 zeigt den Verlauf eines Spinalastes. Meiner Zeichnung legte ich einen Schnitt durch den 1. Lateralast des 3. Spinalnerven zugrunde, weil dieser fast unmittelbar vom Stamme entspringt und ziemlich in einer Ebene verläuft, und außerdem noch, weil gerade diese Schnittpräparate trefflich erhalten waren. Auf der Figur ist das Ganglion durchschnitten; ein Seitenast spaltet sich ab, zieht durch die Scheibenmuskulatur unter Abgabe einiger Äste an die Muskulatur und die Haut der Scheibenplättchen dorsalwärts bis unmittelbar unter die knöchernen Teile einer Lamelle. Er läuft dann direkt unter diesen lateralwärts und tritt zwischen Polster und Randmuskeln hindurch zum Scheibenrand, wo er den oben beschriebenen Endverlauf nimmt. Die Fig. 25 auf Taf. 10 zeigt den Verlauf des Vagusrandastes. Die Schnitte, aus denen die Abbildung rekonstruiert wurde, führten durch die Abzweigungsstelle des Randastes vom *R. lateralis N. vagi*. Der *R. lateralis* ist quergeschnitten, ebenso der Randast an der Stelle, wo er in der Furche zwischen Scheibe und Kopf bzw. Rumpf sich zu horizontalem Verlauf spaltet. Ein kleiner Endzweig ist dargestellt, wie er seine Ästchen zu den in der Epidermis liegenden großen Sinnesorganen entsendet.



### Ergebnisse und Schlußfolgerungen.

Wie ich im Eingange meiner Arbeit hervorgehoben habe, vertritt man heute allgemein die Ansicht, daß die Haftscheibe von *Echeneis* aus der ersten Rückenflosse durch Umbildung ihrer Elemente entstanden sei. Ich will jetzt prüfen, inwieweit die hier mitgeteilten Ergebnisse meiner Untersuchungen geeignet sind, diese Auffassung zu bekräftigen. Wie ich schon sagte, hat die Untersuchung der mit *Echeneis* verwandten Arten kein Resultat ergeben. Die entwicklungsgeschichtliche Forschung konnte aus Mangel an Material nicht in Frage kommen. Die Paläontologie dagegen brachte uns einen Schritt weiter. Die fossile Form von *Echeneis*, *E. glaronensis*, lehrte uns, daß eine Verschiebung der Haftscheibe von hinten auf den Kopf stattgefunden haben muß.

Das Skelet der Haftscheibe hat BECK (p. 31) eingehender mit den knöchernen Elementen einer normalen Rückenflosse zu vergleichen versucht. Er sagt darüber folgendes: „Der Hartgebilde sind an einer Stachelflosse zwei zu unterscheiden: Die in den Zwischenräumen der Dornfortsätze stehenden Nebendornen oder Flossenträger und die eigentlichen Flossenstrahlen. Die Nebendornen sind durch eine vertikale sehnige Membran mit den Dorsalspinen verbunden. Hier nun stoßen wir schon auf eine Schwierigkeit, da die Saugscheibe dreierlei übereinander liegende Hartgebilde aufweist, nämlich die Knochenstacheln, die Fußplatten und die Zahnplatten. Wenn man aber bedenkt, daß die unpaaren Knochenstachel durch einen breiten, obern Fortsatz fest mit den Fußplatten verwachsen sind, daß dieser innige Zusammenhang bei dem ersten Knochenstrahl, der ja mit der ersten Fußplatte ein einziges, ankerartiges Stück bildet, ganz besonders auffallend ist, und daß die nach unten freien Enden der Knochenstacheln ebenfalls durch eine Membran unter sich in Verbindung stehen, so ist die Auffassung, daß Knochenstrahl und Fußplatte zusammengenommen dem Flossenträger gleichwertig seien, kaum mehr von der Hand zu weisen. Die Zahnplatten stellen sich dann dar als die in die Quere ausgebreiteten Flossenstrahlen, welche Auffassung auch durch das Verhalten der Körperhaut gestützt wird, die, wie bei gewöhnlichen Flossen, die Platten beiderseits fest überzieht, so daß nur die äußersten Enden hervorragen.“

Wie hieraus folgt, ging Beck von einer gänzlich irrigen Ansicht aus. Ihm war nicht bekannt, daß an der normalen Rücken-

flosse in Wirklichkeit wenigstens 4 Teile unterschieden werden müssen, und nicht, wie er meint, nur 2, nämlich Strahlenträger und Flossenstrahl. Wir wissen, daß letzterer stets paarig angelegt wird und daß seine beiden Teile erst später mehr oder weniger in ihren distalen Abschnitten verschmelzen. Ferner hat BECK das kleine Knochenstück übersehen, das zwischen Strahlenträger und Flossenstrahl eingeschaltet und für die Bewegung letzterer von großer Bedeutung ist. Es sind also in dem Flossenskelet unzweideutig wenigstens 4 Teile vorhanden, ebenso wie in dem Skelet der Haftscheibe. Hier haben wir das stachelförmige, das bügelförmige und das paarige, zahntragende Stück. Die Verwachsung der beiden ersten Teile, wie sie im ersten Gliede der Scheibe und nur in diesem allein vorkommt, bildet nicht, wie BECK meint, eine Grundlage für einen Vergleich.

Ich habe zum Vergleiche die Teile des Rückenflossenskelets von *Echeneis* selbst herangezogen. Der Strahlenträger ist hier ein an seinem obern Ende etwas verdickter Knochenstachel, dem das stachelförmige Stück an Gestalt und Aussehen außerordentlich ähnlich ist, nur die Richtung des letztern in der Scheibe ist eine andere. Während die Strahlenträger schräg bauchwärts von hinten nach vorn gerichtet sind, weisen die entsprechenden Teile der Scheibe die entgegengesetzte Richtung auf. Stellen wir uns aber vor, daß die Scheibe sich nach vorn bis auf den Kopf verschoben hat, so ist die entgegengesetzte Richtung der stachelförmigen Stücke ohne weiteres erklärlich. Ein Blick auf das Skelet irgendeines andern Fisches, dessen Rückenflosse sich bis auf den Kopf erstreckt, z. B. das Skelet irgendeines Plattfisches, läßt deutlich erkennen, wie die Strahlenträger, die im hintern Teile der Flosse von hinten und oben nach vorn und unten gerichtet sind, immer mehr ihre Richtung ändern, je weiter sie nach vorn rücken, bis sie endlich auf dem Kopfe mit ihrem untern Ende nach hinten zeigen. Es dürfte also das stachelförmige Stück dem Strahlenträger der Flosse entsprechen.

Weniger leicht erscheint der Vergleich des bügelförmigen Stückes mit dem Mittelstück im Skelet der Flosse. Bei der genauen Vergleichung desselben mit dem bügelförmigen Stück findet man hier eine Ähnlichkeit insofern, als dieses zwei seitliche, flügelartige Verbreiterungen trägt (Taf. 7, Fig. 12). Wenn wir uns vorstellen, daß diese sich in lateraler Richtung verlängert haben und breiter ge-

worden sind, so ist die Entstehung der eigenartigen Form des bügelförmigen Stückes sehr wohl denkbar. Übrigens zeigen gerade diese Teile der Scheibe eine weitgehende Wandelbarkeit der Gestalt (Taf. 7, Fig. 9, 10, 11).

Es bleiben nun noch die beiden Zahnträger übrig, die wir auf die beiden Teile des Flossenstrahles zurückführen müssen. Dasselbe haben auch die frühern Autoren getan, aber ihre Äußerungen sind so wenig präzise, daß man daraus nicht entnehmen kann, wie sie sich das Auseinanderlegen der Flossenstrahlen gedacht haben. Sie könnten einerseits angenommen haben, daß die Niederlegung jedes Strahles in der Weise erfolgt sei, daß die basalen Teile zusammen geblieben, die Spitzen aber nach den Seiten auseinander und niedergelegt worden wären. Andererseits können sie umgekehrt, die Spitzen im Zusammenhange bleibend, die basalen Teile aber auseinanderweichend, gedacht haben. Der erstere Weg würde auf die Schwierigkeit führen, daß die ursprünglich an der Außenseite des Flossenstrahles angebrachten Zähne infolge der angenommenen Lageveränderung auf deren Unterseite und damit in das Innere der Scheibe hinein hätten gelangen müssen. Die Zähne wären demnach nur denkbar an der ursprünglichen Innenseite der Flossenstrahlen. In dem zweiten Falle würden durch die angenommene Verschiebung die Zähnchen an die Oberseite der horizontal gelegenen Flossenstrahlen zu liegen kommen, wo sie sich tatsächlich finden.

Neben dieser Ansicht ist aber noch eine andere möglich, die uns nicht dazu nötigen würde, eine Auseinanderweichung der Flossenstrahlen anzunehmen. Diese können ihre ursprüngliche Verbindung bewahren, dabei aber breiter und nach und nach immer niedriger werden, wobei ebenfalls die Zähne ihre Lage im wesentlichen beibehalten würden. Diese Ansicht scheint die Beck's zu sein, wenn dessen Worte: „in die Quere ausgebreiteten Flossenstrahlen“ (p. 31) dahin gedeutet werden dürfen, daß mit „Ausbreitung“ „Verbreiterung“ gemeint ist.

Endlich scheint auch die Auffassung von Storms (p. 72), daß nicht die Strahlen selbst sich verbreitern, sondern daß nur von der Basis desselben die Lamellen sich gebildet hätten, während der eigentliche Strahl immer mehr reduziert worden sei, nicht allzuweit von der obigen Ansicht sich zu entfernen. Eine sichere Entscheidung, ob es sich nur im wesentlichen um ein Auseinanderweichen der Basen, verbunden mit einem gleichzeitigen Niederlegen der Spitzen, oder aber um eine Verbreiterung und gleichzeitige Verkürzung des



Strahles handelt, wird sich schwerlich treffen lassen. Doch dürfte für den letztern Modus vielleicht der Verlauf der Gefäßröhren sowie die Existenz des einen wichtigen Ansatzpunkt für die Muskeln bildenden Tubers sprechen, das sich nicht am lateralen Ende der Zahnträger befindet, wie es die erstere Auffassung erfordern würde, sondern nahe dem medialen.

Bei beiden Auffassungen wird das Bedenken von KNER (p. 3) hinfällig, die Existenz von Zähnen auf den Zahnträgern vertrage sich nicht mit deren Deutung als Flossenstrahlen, da auch bei solchen ähnliche Zahnbildungen vorkommen.

Gehen wir nunmehr zur vergleichend anatomischen Betrachtung der Muskulatur über. Hier haben wir ziemlich verwickelte Verhältnisse. Aus dem Mitgeteilten ist ersichtlich, daß ein Teil der Scheibenmuskeln sich von der Stammesmuskulatur des Rumpfes abzweigt; es sind die cervicotuberalen und cervicolaminale Muskeln. Da die erstern im vordern Teile der Scheibe durch die capitotuberalen ersetzt werden, die sich im Anschluß an jene nach vorn ausdehnen, so dürften die capitotuberalen wohl ebenfalls aus der Stammesmuskulatur hervorgegangen sein. Daneben finden wir aber noch eine Menge anderer Muskeln, deren eventuelle Herkunft von der Seitenrumpfmuskulatur nicht mehr durch direkten Zusammenhang erwiesen werden kann. Es sind Muskeln, die entweder verschiedene Skeletteile der Scheibe miteinander verbinden (*Mm. lamino-tuberales* und *M. spinolimbales*) oder vom Kopfskelet entspringen (*Mm. capitolaminales*). und endlich noch die *Mm. marginales* oder Randmuskeln.

Die Muskulatur einer normalen Rückenflosse ist bedeutend einfacher. Sie besteht nur aus Muskeln, welche von den Strahlenträgern zu den Basen der Flossenstrahlen ziehen und die Stell- und Neigemuskeln derselben darstellen. Dazu kommen noch eigentümliche Muskeln, welche beiderseits von der Reihe der Strahlen, nach außen von der Fascie der Stammesmuskulatur, ganz oberflächlich unter der Haut liegen. Sie heften sich einerseits an diese, andererseits an die Basen der Flossenstrahlen an und scheinen eine Bewegung dieser nach rechts und links zu vermitteln.

Muskeln, die von der Stammesmuskulatur sich abzweigen und zur Flosse ziehen, fehlen gänzlich. Es lassen sich also die *Mm.*



cervicotuberales, capitotuberales und cervicolaminales der Saugscheibe nicht von der Muskulatur der typischen Flosse herleiten. Auch die übrigen Scheibenmuskeln sind so erheblich von der typischen Flossensmuskulatur verschieden, daß es nicht gesichert erscheint, sie direkt auf diese zurückzuführen; am ersten lassen sich vielleicht die Randmuskeln der Scheibe auf die oberflächlichen Haut-Flossensmuskeln der Rückenflosse beziehen. Es ist bei Fischen eine so seltne Erscheinung, daß Muskeln als Hautmuskeln entwickelt sind, daß eine Neubildung der *Mm. marginales* wohl weniger wahrscheinlich ist als ihre Entstehung aus schon vorhandenen Muskeln.

Die spinotuberalen Muskeln zeigen in Lage, Ursprung (von den *Spinae*), Ansatz (an den *Tubera* der Zahnträger) und Funktion eine nicht zu verkennende Ähnlichkeit mit den Stellmuskeln einer normalen Flosse, ebenso die spinolimbale mit den Neigemuskeln derselben. Es bleiben dann noch einige Muskeln übrig, die capitolaminale und die laminotuberalen, für die in der Rückenflosse keine analogen sich finden lassen.

Es liegen also nicht unwesentliche Unterschiede vor. Wenn wir aber bedenken, daß bei der Umbildung einer Rückenflosse zu einer Saugscheibe, wie wir sie für *Echeneis* annehmen, sehr wesentliche Änderungen in der Form der Skeletstücke stattgefunden haben, so können die vorliegenden Unterschiede und die bedeutendere Komplikation des Muskelsystems nicht befremdlich erscheinen. Die Verbreiterung der bügelförmigen Stücke und der Zahnträger muß zu einer engeren Berührung derselben mit der Stammesmuskulatur geführt haben, welche sehr leicht die Beteiligung der letztern an der Bewegung dieser Stücke zur Folge hatte. Es kommt hier weit weniger auf die Unterschiede an als auf die Ähnlichkeiten, einerseits der Randmuskeln, andererseits der spinotuberalen und spinolaminale Muskeln, mit denen der normalen Rückenflosse. Daß die proximalen Enden der *Mm. marginales* an den bügelförmigen Stücken sich anheften anstatt an den Zahnträgern, die aus den Flossenstrahlen entstanden sein müssen, kann nicht befremden, wo doch so wesentliche Veränderungen der Skeletstücke stattgefunden haben und die Funktion dieser Muskeln sich einer solchen Verlagerung nicht entgegenstellte. Vielleicht erklärt sich die Verlagerung des Insertionspunktes daraus, daß sich die bügelförmigen Stücke zwischen Randmuskeln und Haut hineingeschoben und so diese von den Zahnträgern verdrängt haben.

Ich will noch erwähnen, daß BECK (p. 33) die Randmuskeln der Scheibe ebenfalls von den Hautmuskeln der Flosse herleitet. Dagegen scheint mir der Vergleich der übrigen Muskeln irrig zu sein. Wie ich oben sagte, gehören die cervicotuberalen und die sie im vordern Teile der Scheibe vertretenden capitotuberalen Muskeln zur Stammesmuskulatur des Rumpfes, sie können also nicht bei einem Vergleich in Betracht kommen. Ebenso wenig entsprechen die Muskeln, die BECK unter der Bezeichnung „Muskeln der 4. Reihe“ beschreibt, den Neigemuskel der Flosse, da ihre Insertionspunkte ganz andere sind. Wir haben gesehen, daß die spinolimbale Muskeln, die BECK nicht gekannt hat, auf die Neigemuskeln der Flossenstrahlen zurückzuführen sind.

Wichtig für die Frage nach der morphologischen Natur der Scheibe ist die Innervation. Es sind nämlich die an der Versorgung der Muskeln und Sinnesorgane teilnehmenden Nerven keine der dem Kopf normalerweise angehörigen Nervenäste, sondern solche, welche sonst nur Rumpfmuskeln und in der Rumpfhaut liegende Sinnesorgane innervieren, nämlich Äste vom 1.—5. Spinalnerven und ein Ast des R. lateralis N. vagi.

Die ersten beweisen, daß die Muskeln tatsächlich durch Verschiebung auf den Kopf gekommen sind. Man könnte nun allerdings eine sekundäre Ausdehnung nach vorn auf den Kopf annehmen, während die Skeletteile selbst, also die eigentliche Scheibe, wesentlich an Ort und Stelle, sei es als Neubildungen der Haut, sei es durch Abtrennung gewisser Schädelknochen entstanden wäre. Aber dabei bliebe die Beteiligung der Spinalnerven an der Innervierung der Haut der Scheibe unerklärlich. Es beweisen also die Spinalnerven, daß auch die Haut der Scheibe nach vorn verschobene Rückenhaut ist.

Zu demselben Ergebnis führt auch die Innervierung der großen Sinnesknospen durch einen Ast des R. lateralis N. vagi, der dabei eine Verbreitung auf dem Kopfe zeigt, die sich nur als sekundäre Verschiebung erklären läßt.

Es erscheint mir nicht möglich ganz sicher zu entscheiden, welchem Ast des normalen R. lateralis N. vagi unser Randast entspricht. Nahe liegt ein Vergleich mit dem R. supratemporalis, der sonst bei *Echeneis* fehlt. Derselbe geht bei Knochenfischen etwa an der nämlichen Stelle aus dem Anfangsabschnitte des Seitennerven dorsalwärts ebenso wie der Randast der Scheibe. Bei einer Ver-

schiebung der Rückenflosse bis auf den Kopf und deren Neubildung zu einer Saugscheibe würde dieser Ast nicht unverändert bleiben können, und es wäre eine Ausbreitung dieses Nerven und seiner Sinnesorgane am Rande der Scheibe nicht undenkbar.

Es ist aber noch eine zweite Möglichkeit vorhanden. Viele Fische (Clupeiden, Cyprinoiden, vgl. STANNIUS, 1849, p. 107) besitzen nämlich einen andern Ast des *R. lateralis N. vagi*, der auch in Betracht kommt. Es ist dies der sogenannte Rückenkanast des Seitennerven. Derselbe geht auch vom Anfangsabschnitte des Seitennerven ab, steigt dann dorsalwärts und geht caudalwärts in den Zwischenraum, welcher die den Flossenträgern angehörigen Muskeln von der Dorsalmasse des Seitenmuskels trennt. An der Rückenflosse angelangt, tritt er bald über die Muskeln derselben und erstreckt sich jetzt unmittelbar unter der Haut nach hinten und gibt an die Rückenflosse aufsteigende Äste ab. Hinter der Rückenflosse ist er nicht weiter zu verfolgen (vgl. STANNIUS, p. 107 bis 108).

Es ist klar, daß bei einer Umbildung der vordern Rückenflosse zur Saugscheibe dieser Art mit nach vorn genommen sein könnte und daß eine Zurückführung des Randnerven der Scheibe auf diesen Ast möglich ist. Diese Art der Ableitung würde für die Erklärung der Beteiligung eines Astes der *R. lateralis N. vagi* an der Innervation der Scheibe die nächstliegende sein. Der Vagusast und die großen Sinnesknospen wären dann von Anfang an vorhanden gewesen und mit der Flosse nach vorn verschoben worden. Wollen wir in dem Vagusaste den *R. supratemporalis* sehen, so müssen wir neuerworbene Beziehungen zur Rückenflosse bei ihrer Umbildung zur Saugscheibe und ihrer Verschiebung nach vorn annehmen. Da aber die Ableitung vom Rückenkanast die einfachere ist, so neige ich naturgemäß der letztern Meinung am meisten zu. Eine sichere Entscheidung ist nicht möglich, schon deshalb nicht, weil die normalen Verhältnisse ungenügend bekannt sind. So wissen wir nicht, ob und welche Sinnesknospen von dem Rückenkanaste des Seitennerven innerviert werden.

Inwieweit die großen Sinnesknospen selbst dafür sprechen, daß die Saugscheibe nicht an Ort und Stelle entstanden, sondern ein vom Rumpf auf den Kopf verschobenes Organ ist, ist schwer zu entscheiden. Dazu fehlen uns gegenwärtig die nötigen Kenntnisse; wir wissen nicht, ob ähnliche Sinnesorgane bei andern Knochenfischen niemals

auf der dorsalen Seite des Kopfes stehen, ob sie immer nur dem Rumpfe zukommen. Bei *Echeneis* treten sie jedenfalls außerhalb der Saugscheibe und des Rumpfes noch an den Seiten des Hinterkopfes auf, und zwar fand ich sie sicher im Bereiche des supraorbitalen Astes der Seitenlinie. Es scheint sich demnach nicht behaupten zu lassen, daß die großen Sinnesknospen dem Kopfe durchaus fremd und nur durch Verschiebung vom Rumpfe auf den Kopf gelangt seien. Damit ist festgestellt, daß ihr Wert für unsere Betrachtungen ein geringer ist, selbstverständlich abgesehen von der großen Bedeutung ihrer Innervation durch einen Ast des R. lateralis N. vagi.

Natürlich würde die Sache erheblich anders liegen, wenn die Deutung zulässig wäre, daß die den Sinnesorganen zugehörigen Kanäle ein etwa in einzelne Abschnitte zerfallener Teil des Seitenlinienkanals selber wären. Dann würde angenommen werden müssen, daß an dem Aufbau der Saugscheibe auch letzterer teilnähme. Davon kann indessen nicht die Rede sein. Denn ganz übereinstimmende, mit einem Kanal ausgestattete Sinnesknospen liegen bei *Echeneis* selbst sicher einerseits am Hinterkopfe, andererseits sowohl dorsal als auch ventral von der Seitenlinie am Rumpfe; wesentlich ebensolche Organe sind auch von EMERY (1880) für *Fierasfer* nachgewiesen worden (s. S. 121). Nach unsern bisherigen Kenntnissen läßt sich in dem Besitz des Kanals nur eine einer weitem Erklärung augenblicklich nicht zugängliche Eigentümlichkeit solcher Sinnesknospen erblicken, welche an Nebenästen des R. lateralis N. vagi angebracht sind und entsprechend auch an dem Randnerven sich finden, der eben seinerseits ein derartiger Nebenast ist.

---



### Literaturverzeichnis.

---

- ALLIS, EDWARD PHELPS, 1903, The skull and the cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomber Scomber*, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 18, p. 45—297 (ersch. 1908).
- BAUDELLOT, E., 1867, Etude sur le disque céphalique des *Rémoras* (*Echeneis*), in: *Ann. Sc. nat.* (5), Zool., Vol. 7, p. 153—160.
- BECK, GOTTLIEB, 1879, Ueber die Haftscheibe der *Echeneis remora*, Inaug.-Diss. Bern.
- BOULENGER, G. A., 1904, Teleostei (Systematic Part), in: *Cambridge nat. Hist.*, Vol. 7, p. 539—727.
- EMERY, CARLO, 1880, Le specie del genere *Fierasfer* nel Golfo di Napoli, in: *Fauna Flora Golf Neapel*, Monogr. 2, p. 1—74.
- GILL, THEODORE, 1883, Note on the relationships of *Echeneis*, in: *Proc. U. S. nation. Mus.*, Vol. 5 (1882), p. 561—566, tab. 12.
- GÜNTHER, ALBERT, 1860, On the history of *Echeneis*, in: *Ann. Mag. nat. Hist.* (3), Vol. 5, p. 386—402.
- , 1860, Catalogue of the Acanthopterygian Fishes in the Collection of the Brit. Mus., Vol. 2, p. 376—387.
- LEYDIG, FRANZ, 1850, Ueber die Haut einiger Süßwasserfische, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 3, p. 1—12.
- , 1879, Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautsinnesorgane der Fische, in: *Festschr. naturf. Ges. Halle*.
- , 1894, Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 8, Anat., p. 1—152.
- KNER, R., 1860, Ueber den Flossenbau der Fische, in: *SB. Akad. Wiss. Wien*, Vol. 42, p. 232—260.
- , 1861 (ersch. 1862), Ueber den Flossenbau der Fische, *ibid.*, Vol. 43, p. 49—80.
- MAURER, FR., 1895, *Die Epidermis und ihre Abkömmlinge*, Leipzig.

- MERKEL, FR., 1880, Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere.
- NIEMIEC, J., 1885, Recherches morphologiques sur les ventouses dans le règne animal, in: Rec. zool. Suisse, Vol. 2, p. 1—148, auch Diss. Genève.
- SCHULZE, F. E., 1862, Ueber die becherförmigen Organe der Fische, in: Z. wiss. Zool., Vol. 12, p. 218—222.
- , 1870, Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 6, p. 62—88.
- STANNIUS, HERMANN, 1849, Das peripherische Nervensystem der Fische. Anatomisch und physiologisch untersucht, Rostock.
- STORMS, R., 1888, The adhesive disk of Echeneis, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 2, p. 65—76.
- WETTSTEIN, A., 1887, Ueber die Fischfauna des tertiären Glarnerschiefers. Untersuchungen aus der geologischen Sammlung in Zürich, in: Abh. Schweiz. paläontol. Ges., Vol. 13.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 7.

Fig. 1. Haftscheibe von *Echeneis osteochir*. 1 : 1.

Fig. 2. Hintere Hälfte der Haftscheibe von *E. osteochir* mit Zähnen ( $\approx$ ) und Sinnesknospen ( $s$ ). 2 : 1.

Fig. 3. Isoliertes Segment aus der Haftscheibe von *E. naucrates* mit den einzelnen Knochenstücken in natürlicher Lage, von oben gesehen. 5 : 1.  $atr$  zahntragende Stücke,  $bf$  bügelförmiges Stück,  $st$  stachelförmiges Stück.

Fig. 4. Das bügelförmige Stück, von oben gesehen.  $sp$  Spange,  $c$  Crista. 5 : 1.

Fig. 5. Das stachelförmige Stück, von oben gesehen. 5 : 1.

Fig. 6. Das stachelförmige Stück, von unten gesehen. 5 : 1.

Fig. 7. Das zahntragende Stück, von unten gesehen.  $k$  Körper,  $t$  Tuber,  $f$  Fossa,  $l$  Limbus. 5 : 1.

Fig. 8. Das bügelförmige Stück des 1. Segments. 5 : 1.

Fig. 9, 10, 11. Die bügelförmigen Stücke der 3 letzten Segmente. 5 : 1.

Fig. 12. Das Mittelstück zwischen Strahlenträger und Flossenstrahl aus der Rückenflosse von *E. naucrates*. 16 : 1.

### Tafel 8.

Fig. 13. Senkrechter Schnitt durch die Epidermis mit großer Sinnesknospe.  $k$  Kanal. 680 : 1.

Fig. 14. Flächenschnitt durch eine große Sinnesknospe.  $k$  Kanal, quergeschnitten. 680 : 1.

Fig. 15. Verlauf eines Kanals von einer Knospe zur andern mit blinder Endigung.  $k$  Kanal, schematisiert,  $c$  Epidermis,  $b$  Becherzellen.

Fig. 16. Querschnitt durch die Epidermis mit Kanal. 680 : 1.

Fig. 17, 18. Die gewöhnlichen Sinnesknospen. 680 : 1.

Fig. 19. Schnitt durch das den Scheibenrand durchziehende Polster. 680 : 1.

Fig. 20. Querschnitt durch den Scheibenrand. *e* Epidermis, *s*, *s*<sub>1</sub> große und kleine Sinnesknospe, *p* Polster, *n* Nerv, *rm* Randmuskel, *b* bügel-förmiges Stück. 39 : 1.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch ein zahntragendes Stück. *ztr* zahnt-ragendes Stück, *z* Zähnchen, *e* Epidermis. 39 : 1.

Tafel 9.

Fig. 22. Aus einer Schnittserie rekonstruierter Verlauf der Nerven in der rechten Scheibenhälfte von *E. remora*. Obenansicht.

*a* Abzweigungsstelle des Randastes von *R. lateralis N. vagi*, *c* Commissuren, *G* Gehirn, *g*, *g*<sub>1</sub>, *g*<sub>2</sub>, *g*<sub>3</sub>, *g*<sub>4</sub> die 5 ersten Spinalnerven, *l* Lateraläste, *m* Medialäste, *NV* *N. vagus*, *R* Rückenmark, *Rav* Randast des *R. lateralis N. vagi*, *Rlv* *R. lateralis N. vagi*, *Sk* Schädelkapsel, *Ti* *Truncus intestinalis*, *Ws* Wirbelsäule.

Tafel 10.

Fig. 23. Die Muskulatur der Scheibe bei ventraler Ansicht.

*bf* bügel-förmiges Stück, *cl* *M. capitolaminaris*, *cla* *M. cervico-laminaris*, *ctu* *M. capitoluberalis*, *lma* *M. laminotuberalis major*, *lmi* *M. laminotuberalis minor*, *m* *M. marginalis*, *stu* *M. spinotuberalis*, *sm* schnige Membran der Medianlinie. *sl* stachelförmiges Stück, *ztr* Zahntträger, *sl* *M. spinolimbialis*.

Fig. 24. Querschnitt durch Scheibe und Rumpf von *E. remora* in der Region des 3. Spinalnerven schematisiert. 17 : 1.

*D* Darm, *DW* dorsale Wurzel des 3. Spinalnerven, *H* Herz, *p* Polster, *R* Rückenmark, *Rav* Randast des *R. lateralis N. vagi*, *Rlv* *R. lateralis N. vagi*, *VW* ventrale Wurzel des 3. Spinalnerven.

Fig. 25. Querschnitt durch Scheibe und Kopf von *E. remora*, schematisiert. 17 : 1.

*Rav* Randast des *R. lateralis N. vagi*, *Rlv* *R. lateralis N. vagi*, *sk* Sinnesknospen in der Epidermis des Scheibenrandes.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Studien zur Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon fluviatilis*.

## I. Furchung und Gastrulation.

Von

**Leopold Glaesner,**

Assistent des Zoologischen Instituts der Universität Straßburg i. E.

Mit Tafel 11–12 und 31 Abbildungen im Text.

---

### Einleitung.

Vorliegende Arbeit entstand auf Anregung von Herrn Prof. GOETTE, der mir in dankenswerter Weise den Vorschlag machte, die erste Embryonalentwicklung von *Petromyzon fluviatilis* näher zu untersuchen. Der hier veröffentlichte erste Teil dieser Untersuchungen umfaßt Furchung und Gastrulation.

GOETTE selbst hatte seinerzeit (1890) in seiner „Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges“ die Blastula und Gastrulation beschrieben. Er hatte dabei hingewiesen auf die bei dieser Tierform früh kenntliche Bilateralsymmetrie, die Gastrulation als gleichzeitige Einstülpung und Umwachsung gedeutet und die Notwendigkeit dargetan, „die Embryonalentwicklung auf eine einheitliche Kraftquelle zurückzuführen“. „Diese wird geliefert durch Summation der bei den Zellteilungen sich fortlaufend auslösenden elementaren Bewegungen, indem diese unter ganz bestimmten Bedingungen ihrer Richtung und Stärke, also auch ihrer gegenseitigen Beziehungen

formbildend wirken (Formbedingungen).“ Um die genauere Untersuchung dieser Entwicklungsperiode und der vorausgegangenen Furchung sowie der Frage ihrer Deutbarkeit im Sinne eines einheitlichen mechanischen Prinzips handelte es sich für mich.

Die erste Mitteilung über dieses Thema stammt von M.S. SCHULTZE<sup>1)</sup> und bezieht sich auf *Petromyzon planeri*. Die beiden ersten, meridional verlaufenden Furchen zerlegen das Ei in 4 gleiche Blastomeren. Die 3. Furche verläuft äquatorial und entsteht schnell im ganzen Umkreis des Embryos, etwas dem obern Pol genähert, so daß die Teilung eine inäquale ist. Die zugehörige Abbildung ist sehr schematisch, und in Wirklichkeit sind, wie wir sehen werden, die Bilder ganz andere, wenn auch tatsächlich die 3. Furche nur als äquatoriale gedeutet werden kann. Bezüglich der 4. Furche, die SCHULTZE als äquatorial bezeichnet, kam ich zum gleichen Resultate. Die Angaben über Gastrulation etc. können, da eingehendere neuere Arbeiten darüber vorliegen, hier übergangen werden.

CALBERLA<sup>2)</sup> läßt durch die 1. Furche 2 ungleiche Blastomeren entstehen, eine Behauptung, die schon von andern Autoren (SCOTT<sup>3)</sup>, v. KUPFFER<sup>4)</sup>) als falsch und auf Beobachtung pathologisch veränderten Materials beruhend erkannt wurde, welcher Ansicht ich nach meinen Befunden nur beistimmen kann. Über den Verlauf der folgenden Furchen macht CALBERLA keine speziellen Angaben. Die Gastrulation findet nach ihm dadurch statt, daß „die einschichtige Keimhöhlendecke“ die größeren Elemente (Macromeren) in asymmetrischer Weise überwächst. Der Blastoporus entsteht im Bereiche der Macromeren. Im Zentrum derselben sollen Zellen liegen, die sich nicht weiter teilen und resorbiert werden (Nahrungsdotter). Vom Blastoporus aus soll die Urdarmhöhle als „eine Spalte oder ein Gang“ entstehen. Bezüglich des Schwundes der Keimhöhle beschränkt sich CALBERLA auf die Mitteilung der Tatsache.

NUEL<sup>5)</sup> macht über den Gang der Furchung keine Angaben, hinsichtlich der Gastrulation schließt er sich der Meinung CALBERLA's an, daß sie durch Überwachsung (Epibolie) stattfindet. Die Keimhöhlendecke besteht nach ihm aus 3 Zellenlagen. Das Wachstum des Urdarmes bringt er in Verbindung mit einer „eigenen Aktivität“

1) In: Verh. Ges. Wiss. Haarlem, 1856.

2) In: Morphol. Jahrb., Vol. 3, 1877.

3) Ibid., Vol. 7, 1882.

4) In: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 35, 1890.

5) In: Arch. Biol., Vol. 2, 1881.

des Hypoblasts. Als einziges sichtbares Zeichen kann er jedoch nur das Auftreten zahlreicher Lacunen im Hypoblast angeben, durch welche die Macromeren aufgelockert werden und als ein Netz von Zellenzügen in der verschiedensten Weise die Keimhöhle durchsetzen. So bringen sie diese zum Schwinden und sollen ferner durch Zugwirkungen die Einstülpung hervorrufen. Wie meine Untersuchung zeigen wird, tritt eine derartige Auflösung des Zusammenhangs der Macromeren allerdings ein, aber erst viel später und nicht als Ursache, sondern als Folge der Einstülpung. Bilder, wie die von NUEL wiedergegebenen, beobachtete ich auch hier und da, aber stets nur an solchen Embryonen, die deutlich schlechte Konservierung oder abnorme Veränderungen erkennen ließen. Ich möchte daher diese Bildungen als Abnormitäten oder Artefakte ansprechen. — Zum ersten Male findet sich bei NUEL die Erwähnung einer oberhalb der Blastoporuslippe quer verlaufenden „Rinne“, der auch in einer kürzlich erschienenen Arbeit HATTA's <sup>1)</sup> (s. u.) große Bedeutung beigelegt wird. NUEL deutete sie falsch als hervorgebracht „durch den Zug (?) der nach innen wandernden Zellen“, womit er vielleicht die den Urdarm bildenden Macromeren meint.

Die Arbeiten OWSJANNIKOW's <sup>2)</sup> bringen nichts wesentlich Neues und brauchen daher hier nicht weiter besprochen zu werden.

SCOTT <sup>3)</sup> sagt außer der Zurückweisung von CALBERLA's Behauptung, daß durch die 1. Furche 2 ungleiche Blastomeren entstünden, nichts Wichtiges über den Furchungsprozeß aus. Nach ihm soll bei Beginn der Einstülpung fast die ganze Keimhöhlendecke einschichtig sein, was ich jedoch nicht bestätigen kann. Seine Darstellung der Gastrulation ist recht unklar und scheint auch auf die Annahme einer nicht überall gleichen Epibolie hinauszulaufen. Die Einschichtigkeit der Decke soll „vielleicht“ dadurch zustande kommen, daß die Zellen der andern beiden Schichten an der innern Blastocölwand abwärts wandern.

SHIPLEY <sup>4)</sup> weist auf die geringe Größe der Dotterplättchen in den Micromeren hin, die von ihren schneller aufeinanderfolgenden Teilungen und dem damit verbundenen größern Dotterkonsum herrührt. Auch er hat die beiden ersten Furchen als meridional, die 3. als äquatorial richtig erkannt, wenn auch seine Figur gegenüber

1) In: Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, 1907.

2) In: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Vol. 14, 1870; Vol. 33, 1899.

3) In: Morphol. Jahrb., Vol. 7, 1882.

4) In: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 27, 1887.

der SCHULTZE's nichts Neues bringt. Durch die 3. Furche sollen von vornherein hypoblastische und epiblastische Elemente geschieden werden. Einmal ist das, wie wir sehen werden, nicht richtig, ferner widerspricht sich der Verfasser mehrfach selbst. Denn er sagt, genau wie SCOTT, daß die Einsichtigkeit der Keimböhllendecke kurz vor Beginn der Gastrulation vermutlich dadurch zustande kommt, daß die Zellen der beiden innern Schichten nach den Seiten und dem Boden der Keimböhle herabrücken. Es würden also dadurch epiblastische Elemente teilweise zu hypoblastischen. Ferner gibt SHIPLEY an, daß die äußere Macromerenschicht sich epithelial differenziere und sich somit dem Micromerenepithel anschließe, also epiblastisch wird.

V. KUPFFER<sup>1)</sup> stimmt bezüglich der 3 ersten Furchungsebenen mit SCHULTZE resp. OWSJANNIKOW und SHIPLEY überein. Seine Figuren sind ebenso schematisch und entsprechen ebensowenig der Wirklichkeit. Bezüglich der Richtung der 4. Furche kann v. KUPFFER keine Gesetzmäßigkeit feststellen. Er lehnt im Gegensatz zu frühern Autoren, denen auch BALFOUR<sup>2)</sup> sich anschließt, jede Überwachsung (Epibolie) ab. Es sollen sich vielmehr die oberflächlichen Zellen der „Morula“ epithelial verbinden. Der Epiblast würde also durch eine Differenzierung in situ entstehen.

Von der Arbeit GOETTE'S<sup>3)</sup> war bereits eingangs die Rede.

MACCLURE<sup>4)</sup> beschreibt die ersten Furchungsvorgänge bei *Petromyzon marinus* und behauptet, die 3 ersten Furchungsebenen verliefen meridional. Wiewohl die Tatsache, daß eine andere Species vorliegt, völlige Übereinstimmung der Entwicklungsvorgänge nur wahrscheinlich, nicht aber absolut sicher macht, so glaube ich doch, daß der Verfasser sich getäuscht hat. Seine erste Skizze, die das Auftreten der 3. Furche zeigt, wie es sich an den bei niedriger Temperatur, also unter normalen Verhältnissen, gehaltenen Eiern zeigt, ähnelt in mancher Hinsicht meinen Figuren, wiewohl ich auf Grund zahlreicherer Abbildungen doch zu dem Schlusse komme, daß die 3. Furche als äquatoriale anzusehen ist. Die zweite Skizze zeigt einen andern Modus, wie er häufig an den bei etwa 22° gehaltenen Eiern beobachtet wurde. Da eine solche Temperatur bei

---

1) In: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 35, 1890.

2) Handbuch der vergl. Embryologie, Vol. 2, 1881.

3) Abhandlgn. zur Entw.-Gesch. der Tiere, Heft 5, 1890.

4) In: Zool. Anz., Jg. 16, 1893.



Seetieren nicht zu den normalen Lebensbedingungen zählt, so dürfte auch den dabei sich ergebenden Resultaten kein besonderer Wert beizumessen sein.

In den nicht sehr umfassenden Angaben von EYCLESHYMER<sup>1)</sup>, der *P. marinus* untersuchte, findet sich zum ersten Male etwas Genaueres über die Art des Auftretens der 2. und 3. Furche. Der Verfasser weist auf mancherlei Variationen hin, die besonders bei der 3. Furche auftreten, worin ich ihn vollkommen bestätigen kann. Bezüglich der folgenden Furchen schließt er sich der Meinung v. KUPFER's an, daß in ihrem Auftreten keinerlei Regelmäßigkeit sich zeige. Die Einschichtigkeit der Decke soll vor Beginn der Gastrulation erreicht sein; ihre Entstehung erklärt EYCLESHYMER zum Teil wie SCOTT und SHIPLEY, nimmt aber als Hauptursache ein Einkeilen der innern Zellen zwischen die äußern an.

HATTA<sup>2)</sup> gibt in seiner 1892 erschienenen Abhandlung eine kurze, in seiner letzten diesbezüglichen Publikation<sup>3)</sup> eine ausführliche Beschreibung der Gastrulation. Da ich zu der letztern Arbeit, die ich erst in die Hände bekam, als meine Untersuchungen schon ziemlich weit vorgeschritten, die Beobachtungen am lebenden Tiere sogar abgeschlossen waren, in verschiedenen Punkten Stellung zu nehmen habe, halte ich es, um Wiederholungen zu vermeiden, für zweckmäßiger, dieselbe am Schlusse meiner Betrachtungen zu besprechen, soweit die Fragen nicht schon innerhalb derselben ihre Erledigung gefunden haben.

Erwähnen möchte ich noch eine kürzlich erschienene Arbeit von J. SEEMANN<sup>4)</sup> über die Blastoporusbildung bei *Alytes obstetricans*. In dieser Schrift, die ich vor Abfassung meiner Arbeit noch nicht kannte, kommt der Verfasser zu ganz ähnlichen Resultaten, besonders hinsichtlich der wirkenden Ursachen, wie ich sie — mutatis mutandis — durch meine Untersuchungen gewonnen habe.

### Material und Methode.

Die Eier der Neunaugen wurden künstlich in der bekannten Weise besamt und darauf an einem vor Sonne geschützten Platz des Kellers in flachen Becken der Entwicklung überlassen. Die

1) In: Journ. Morphol., Vol. 10, 1895.

2) In: Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, 1892.

3) In: Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, 1907.

4) In: Ergebn. Anat. Physiol., Vol. 33, 1907.

Temperatur des beständig fließenden Wassers betrug etwa 11°. Wurden einzelne Eier ins Zimmer gebracht und einige Zeit in der dort herrschenden Temperatur (19°) belassen, so beschleunigte dies die Entwicklung ganz ungemein.

Von besonderer Wichtigkeit waren mir Beobachtungen am lebenden Objekt, da die im Leben durchsichtige Eihaut sich bei der Konservierung trübt und durch Schrumpfung Runzeln bildet. Dadurch wird aber die Gewinnung von Oberflächenbildern beinahe unmöglich gemacht. Zur Konservierung diente Sublimat-Eisessig und das Pikrinsäuregemisch nach BRASIL, letzteres mit besserem Erfolge. Geschnitten wurde in Paraffin, wobei ich als Zwischenmedium zuletzt nur noch Chloroform benutzte, da es das Objekt mehr schont, schneller verdampft als Xylol und daher nur einen kürzern Aufenthalt der Objekte im Thermostaten bedingt. Dies ist insofern günstig, als ich fand, daß es hauptsächlich die länger einwirkende Hitze ist, welche diese dotterhaltigen Objekte spröde und damit das Schneiden oft fast unmöglich macht. Gefärbt wurde mit Boraxkarmin unter nachfolgender Differenzierung mit Salzsäure-Alkohol, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, Hämatoxylin nach DELAFIELD. Letzteres ergab durchschnittlich die besten Resultate.

### Vorbemerkung über Eireife und Befruchtung.

Da meine Untersuchungen über Reifung und Befruchtung des Eies von *Petromyzon fluviatilis* nicht als absolut vollständige gelten können, möchte ich hier nur einige kurze Bemerkungen darüber machen, zumal diese Vorgänge u. a. von BOEHM<sup>1)</sup> und HERFORT<sup>2) 3)</sup> ausführlich und genau beschrieben worden sind. Da gerade zwischen den Angaben dieser beiden Autoren in mancher Hinsicht beträchtliche Gegensätze vorliegen, scheint es mir nicht unwichtig, über die strittigen Punkte meine Ergebnisse mitzuteilen. Vorausschicken will ich, daß durch meine Befunde diejenigen HERFORT's fast durchweg bestätigt werden.

Das unbefruchtete Ei ist von zart gelblicher Farbe, besitzt ellipsoide Gestalt und wird umgeben von einer doppelten, schwach bläulich schimmernden Eihaut. An der äußern Schicht derselben beobachtete ich eine feine radiale Streifung. Eine Micropyle, wie

1) In: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 32, 1889.

2) In: Anat. Anz., Vol. 8, 1893; Vol. 16, 1899.

3) In: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 57, 1901.

sie CALBERLA <sup>1)</sup> beschreibt, konnte ich, gleich BÖHM und HERFORT, nicht finden. Das „Polplasma“ ist zunächst in sehr dünner Schicht dem animalen (obern) Eipol aufgelagert. Sofort nach dem Eindringen des Spermatozoons beginnt es sich zusammenzuziehen, wird entsprechend dicker und erweckt, da es durchsichtiger ist als die übrigen Teile des Eies, den Anschein, als zöge sich die Eioberfläche an dieser Stelle von der Eihaut zurück. Eine solche Zurückziehung findet auch tatsächlich statt, sie beginnt aber, wie schon die frühern Autoren angeben, mit einer ringförmigen Loslösung in der Nähe des animalen Pols, die als „Kontraktionswelle“ nach oben und unten fortschreitet. Die letzte Verbindung des Polplasmas mit der Eihaut, die am animalen Pol am längsten bestehen bleibt und zuletzt eingezogen wird, bezeichneten v. KUPFFER u. BENECKE <sup>2)</sup> als „Achsenstrang“. Diesen als „Leitband“ des Spermatozoons anzusehen, wie es CALBERLA tut <sup>1)</sup>, geht meiner Meinung nach deshalb nicht an, weil zu der Zeit, wo dieser Teil des Polplasmas ein wirkliches schmales Band darstellt, das Spermatozoon schon im proximalen Teile des Polplasmas liegt, also das „Leitband“ gar nicht mehr benutzen kann. — Mehrfach konnte ich beobachten, daß der Achsenstrang nicht vollständig eingezogen wurde, sondern als ein feiner Faden eine Zeitlang noch bestehen blieb, dessen proximales Ende sich dann rasch verdickte und so die Bildung des „Polzapfens“ einleitete. den andere Autoren als Neubildung nach erfolgter Einziehung des Achsenstranges beschrieben, was ich übrigens für die Mehrzahl der Fälle auch bestätigen kann.

Nach erfolgter Besamung hat das Ei immer noch ellipsoide Gestalt, die sich jedoch mehr der Kugelform nähert, indem die Kontraktion in der Richtung der großen Achse eine stärkere war. Die Folge davon ist, daß am obern, animalen, Pol der Zwischenraum zwischen Eioberfläche und Eihaut größer ist. Die Länge der großen Achse beträgt im Durchschnitt etwa 1,03 mm, die der kleinen etwa 0,87 mm (Fig. 1).

Auf Meridionalschnitten durch unbefruchtete Eier fand ich das 1. Richtungskörperchen und die 2. Richtungsspindel, wie HERFORT, bereits vor, nicht im Polplasma, sondern etwas unterhalb davon gelegen. Das ganze Innere des Eies ist erfüllt von dichtgedrängten Dotterelementen. Diese stellen flache Plättchen von elliptischem

---

1) In: Z. wiss. Zool., Vol. 30, 1870.

2) In: Festschr. SCHWANN, 1878.



Kontur dar und nehmen im allgemeinen vom obern zum untern Ende des Eies an Größe zu. Ihr mittlerer Durchmesser liegt zwischen  $6\ \mu$  und  $1\ \mu$ . Zwischen diesen Plättchen liegen noch zahlreiche feine und feinste Dotterpartikel. Letztere sind im Polplasma ausschließlich vertreten. Nach Eindringen des Spermatozoons nimmt das Polplasma an Masse sowohl wie an Durchsichtigkeit zu und enthält bald keine Dotterpartikel mehr. Es erscheint fein granuliert und gegen den dotterführenden Teil des Eies scharf abgesetzt durch Ausbildung der von BÖHM<sup>1)</sup> zuerst beschriebenen „Membran“. Doch liegen auch außerhalb des Polplasmas in der Nachbarschaft dieser Membran die Dotterplättchen weniger dicht (Fig. 31). — Fortbewegung des Spermatozoons im Polplasma, Ausbildung von Sphäre und Strahlung fand ich genau so wie bei HERFORT beschrieben. Auch einen Zentralkörper konnte ich wiederholt beobachten. Was den von HERFORT und BÖHM beschriebenen Zerfall des Spermatozoons in „Spermatomeren“ angeht, so weiß ich nicht, ob diese Angabe das Richtige trifft. Mir schien es so, als handelte es sich bei den Veränderungen des Spermatozoons nicht um einen eigentlichen Zerfall. Vielmehr sah ich nur, daß dieses kürzer und dicker wurde und sein vorher glatter Kontur höckerig erschien. Wenn die dabei entstehenden Einschnürungen und Ausbuchtungen einigermaßen regelmäßig auftreten, gewinnt es den Anschein, als ob das Spermatozoon in eine Reihe hintereinander liegender Kugeln zerfiele. Kurze Zeit danach besteht das Spermatozoon aus einem länglichen Haufen von ziemlich zahlreichen, mehr oder minder kugligen Chromatinbrocken. Zwischen diesen treten Lücken auf, das ganze Gebilde erhält ein lockeres Gefüge und „quillt“ schließlich gewissermaßen zum männlichen Vorkern auf.

Während dem ist das 2. Richtungskörperchen und der weibliche Vorkern aus der Spindel an der Peripherie hervorgegangen. Die Aufnahme des letztern in das Polplasma erfolgt nach HERFORT durch Hinfließen dieses zum Kern. Ich habe ein solches Hinfließen auch beobachtet, glaube aber aus meinen Serien schließen zu dürfen, daß auch der weibliche Kern zum Plasma hinwandert. Einmal fand ich denselben von der Peripherie ein Stück weit ins Innere gerückt, noch ehe das Polplasma begann zu ihm hinzufließen, eine andere Serie zeigte hingegen, wie vom Polplasma ein Fortsatz zur Spindel hinzieht, noch ehe der weibliche Vorkern gebildet ist. — Bezüglich

---

1) In: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 32, 1889.



des hellen Hofes um den Spermakern möchte ich der Meinung HERFORT's, daß es sich dabei um kein Artefakt handelte, nicht unbedingt beipflichten, zumal ich einen solchen, wenngleich schwächern, bisweilen auch am weiblichen Vorkern sah. — Die von BÖHM in seinen figg. 28, 29, 30 gegebenen Bilder konnte ich, ebensowenig wie HERFORT, auffinden. Wenn das Polplasma nach erfolgter Kern-copulation ins Innere gerückt ist, konnte ich an ihm die beiden Teile unterscheiden, die auch HERFORT bereits schildert: einen untern stumpf-zapfenförmigen und einen obern flachuhrglasförmigen (Fig. 30, 32—34). Von der Mitte des letztern zieht anfangs ein Streifen klaren Plasmas zur Peripherie (Fig. 32, 33), der dann auch durch Herabfließen in demselben aufgeht. An der Grenze beider Plasmateile liegt der Furchungskern, um noch vor der ersten Mitose in den untern Teil herabzurücken. Es schwindet unterdessen auch die „Membran“. Oft vergeht auch die eigentümliche Form des klaren Plasmas, und es liegt auf Schnitten als kreisförmiger heller Fleck in etwa  $\frac{2}{3}$  der ganzen Höhe des Eies. Nicht selten bleibt aber die Gestalt noch länger bestehen, so daß selbst auf dem Zweiblastomeren-Stadium noch Andeutungen davon zu sehen sind (Textfig. A links).

Fig. A.

Vertikalschnitt durch das Stadium der  
Fig. 5, senkrecht zur 1. Furchungsebene.

30:1.



### Die Furchung.

Die 1. Furche verläuft meridional, von Pol zu Pol. Sie wird eingeleitet durch die mitotische Teilung des Kernes, während deren sich schon am obern Pol eine sanfte Rinne zeigt. Diese dehnt sich häufig bis zum Gegenpol aus, ehe nur eine Spur von einem eigentlichen Spalt zu sehen ist. Bisweilen zeigt sich ein solcher aber schon bedeutend früher, und es ist dann jene Rinne oft nur andeutungsweise zu sehen (Fig. 2, 3). Die Spaltung des Eies in 2 Blastomeren beginnt stets am animalen Pol und ist bei einer Wasserwärme von etwa  $11^{\circ}$  ungefähr 18—20 Stunden nach der Besamung vollendet (Fig. 4).

Die beiden entstandenen Blastomeren sind in der Regel genau oder doch sehr annähernd gleichgroß. Die Fälle, in denen sie be-

trächtlichere Größendifferenzen aufweisen, sind recht selten. Ich möchte daher dieser Erscheinung als rein zufälligen oder pathologischen Ursprungs keinerlei Bedeutung beilegen. Die Blastomeren stellen gleich nach vollendeter Teilung zwei sich lose berührende und daher sich gegenseitig nur wenig abplattende Ellipsoide dar (Fig. 4). Bald aber legen sie sich unter Abplattung dicht aneinander, so daß ihre Trennungslinie als strichartig-scharfer Spalt erscheint (Fig. 5). Dieser erweitert sich nach außen zu in eine sanfte Rinne, die am deutlichsten sichtbar ist am animalen Pol, während sie nach unten zu flacher wird und am Gegenpol oft kaum zu erkennen ist. — Mit dem Kern hat sich, wie Schnitte lehren, auch der ihn umgebende helle Plasmahof geteilt, und die Tochterkerne liegen, wie der Mutterkern, im obern Drittel ihrer Blastomeren, in einer dotterfreien Plasmamasse (Textfig. A).

Die 2. Furche erscheint in vielen Fällen nach Vollendung der 1., oft jedoch schon, während diese noch in Bildung begriffen ist, wodurch sich dann etwas andere Bilder ergeben. Auch sie erscheint stets zuerst am animalen Pol, verläuft ebenfalls meridional wie die 1. und ist gegen diese um  $90^{\circ}$  gedreht. Sie zeigt sich bald an beiden Blastomeren zugleich, bald zuerst an einem allein. Fig. 6 u. 7 stellen ein Ei dar, an dem die 2. Furche nach Vollendung der 1. auftritt und sich gleichzeitig auf beide Blastomeren erstreckt, Fig. 8 u. 9 ein solches, bei dem nach vollendeter 1. Teilung an dem einen Blastomer schon ein Spalt zu erkennen ist, während am andern sich erst eine flache Rinne zeigt, in Fig. 10 u. 11 endlich ist die 2. Teilung, sich zunächst nur auf ein Blastomer erstreckend, beinahe schon so weit vorgeschritten wie die 1., die den Gegenpol noch nicht erreicht hat.

Die 4 entstandenen Blastomeren sind gleichgroß. Ihre Kernverhältnisse sind dieselben wie auf dem Zweizellenstadium. In der Polachse berühren sie sich, so daß die Furchungsebenen sich hier rechtwinklig kreuzen. Diese Lage behalten die Blastomeren nur ziemlich selten bis zum Auftreten der 3. Furche bei. Gewöhnlich entsteht bald eine sog. Brechungsfurche, d. h. sie verschieben sich mehr oder minder in der Weise, daß 2 in der Diagonale einander gegenüberliegende Blastomeren sich fester aneinanderlegen. Dadurch gehen die beiden andern ihrer gegenseitigen Berührung verlustig und werden auseinandergedrängt, so daß wir bei Betrachtung von oben Bilder erhalten wie das in Fig. 12

wiedergegebene. Bisweilen wird diese Anordnung schon beim Auftreten der 2. Furche angedeutet (Fig. 9).

Durch diese Lagerung der Blastomeren wird zum Teil auch bewirkt, daß der Verlauf der nunmehr erscheinenden 3. Furche, die eine äquatoriale ist, nicht gleich am Anfang ihres Auftretens deutlich äquatorial gerichtet erkennbar ist. Die 3. Teilung ist eine inäquale: es entstehen am animalen Pol 4 „Micromeren“. — Es soll dabei im Folgenden durch die Bezeichnungen Micro- und Macromeren lediglich ein Ausdruck der Größendifferenz gegeben sein. — Zeitpunkt und Art des Erscheinens der 3. Furche wechseln beträchtlich. Einmal sah ich sie erscheinen, ehe noch die 1. und 2. Teilung ganz vollendet war. Sie verlief von Anfang an deutlich äquatorial (Fig. 13). Manchmal wird dabei zuerst 1 Blastomer von der Teilung betroffen, in andern Fällen 2, 3 oder alle 4.

Meist jedoch beginnt die 3. Teilung in einer Weise, die auf den ersten Blick eine meridionale Richtung der Furche vortäuschen kann (Fig. 14, 15). Beachtet man jedoch, daß der Punkt  $\times$  an dem Blastomer 4 gar nicht dessen polare Spitze bezeichnet, sondern beträchtlich unter ihr liegt, so wird die Bedeutung der Furche als äquatoriale sofort klar. Überdies biegt der anfangs allerdings nach dem Äquator des Embryos gerichtete Spalt sehr bald um und verläuft dann dem Äquator annähernd parallel. In Fig. 15 ist noch bemerkenswert, daß an dem Blastomer 3 der Spalt sofort deutlich als äquatorial erkennbar auftritt. Man sieht also, daß darin keinerlei Regelmäßigkeit herrscht. Jedenfalls führt der Prozeß, wie er auch im einzelnen sich abspielen mag, stets zur Abschnürung von 4 Micromeren, deren Lage, Anordnung und Gestalt aber Variationen unterworfen sind.

Die in Fig. 16 dargestellte, radiär-symmetrische und den Macromeren entsprechende Gruppierung der 4 gleichgestalteten Micromeren fand ich nur einmal an einem Embryo, bei dem die 3. Furche von Anfang an genau äquatorial gerichtet auftrat. Die im Folgenden mitgeteilten Untersuchungen geben mir aber Grund zur der Vermutung, daß diese Anordnung nicht dauernd so blieb. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nämlich verlief der Prozeß so, daß die Abschnürung zuerst an 2 neben einanderliegenden Blastomeren vollständig wurde, in welcher Aufeinanderfolge auch immer die Furchen an den einzelnen Blastomeren erschienen sein mochten (Fig. 19  $mi_3$ ,  $mi_4$ ). Es ist begreiflich, daß durch eine derartige zeitliche Verschiebung auf den Entstehungsmodus resp. die Gestaltung der beiden andern Micromeren infolge der veränderten Druckverhältnisse ein Einfluß



ausgeübt wird. Dessen Resultat ist, daß die gebildeten 4 Micromeren den 4 Macromeren nicht in radiär-symmetrischer Anordnung als polare Kappe aufsitzen, sondern nach der Seite der beiden zuerst entstandenen Micromeren hin verschoben sind, wie dies Fig. 17 bei Betrachtung von oben, Fig. 18 in seitlicher Ansicht veranschaulicht. Es entsteht dadurch am Embryo eine bilaterale Symmetrie, die noch dadurch augenfälliger wird, daß die beiden Micromerenpaare in der Gestalt verschieden sind. Sie haben nicht die Form von Kugeloktanten, wie es — wenigstens annähernd — in Fig. 16 der Fall ist. Vielmehr sind sie unregelmäßig länglich-eiförmig und so orientiert, daß die große Achse von  $mi_3$  und  $mi_4$  in die Richtung der Längsachse des bilateral-symmetrischen Embryos fällt, die von  $mi_1$  und  $mi_2$  darauf senkrecht steht.

Es erscheint diese Verschiedenheit auch wohl begreiflich, wenn man bedenkt, daß  $mi_1$  und  $mi_2$  unter andern Bedingungen entstanden als  $mi_3$  und  $mi_4$ . Indem nämlich letztere nach ihrer Entstehung sich sowohl an  $ma_3$  und  $ma_4$  wie an die ungeteilten oder noch in Teilung begriffenen Blastomeren 1 und 2 fest anlegten (Fig. 19), entstanden  $mi_1$  und  $mi_2$  unter einem gewissen Druck. Dieser hatte ein seitliches Ausweichen ihrer Masse und damit eine Streckung senkrecht zur Druckrichtung zur Folge. Die 4 Micromeren sind an Masse ungefähr gleich, wenn auch ihre Verschiedenheit in der Gestalt eine Größendifferenz vortäuscht.

Die durch die Anordnung der Micromeren hervorgerufene bilaterale Symmetrie des Embryos hat aber, das möchte ich ausdrücklich betonen, nichts zu tun mit der Verteilung der Blastomeren auf die beiden Körperhälften des fertigen Tieres. Hingegen ist es wohl möglich, daß durch die Verschiebung der Micromerenkappe nach der einen Seite hin bereits die Andeutung einer Asymmetrie gegeben ist, die uns auf spätern Stadien entgegentritt und dann von tiefgreifender Bedeutung für den Gang der Entwicklung ist.

Die symmetrische Gruppierung der Micromeren vergeht, wie wir sehen werden, sehr bald wieder und weist auch keinerlei gesetzmäßige Beziehungen zu den ersten beiden Teilungsebenen auf. Sie ist lediglich eine Wirkung der Entstehungsfolge und -art der Micromeren, die wiederum abhängig ist von kleinen — in der Regel nicht wahrnehmbaren — Abweichungen in der Beschaffenheit der Blastomeren des Vierzellenstadiums.

Jedenfalls läßt sich hier und noch deutlicher im Folgenden feststellen, daß für jede Variation des Entwicklungsganges ein Grund



vorliegt in den durch das vorausgehende Stadium geschaffenen Bedingungen.

Das Gesamtbild des Embryos ist durch die eigentümliche Lagerung der Micromeren auch ein anderes geworden: Er ist niedriger, und seine lange Achse verläuft nunmehr horizontal. Es teilen sich zunächst die Micromeren weiter, und zwar entsteht die Zellgrenze stets senkrecht zur Längsachse der gestreckten Zellen, so daß die 12 Zellen in der in Fig. 20 dargestellten Weise angeordnet sind. Es wäre also auch, wenn man so will, die 4. Teilung als äquatorial zu bezeichnen, wie schon SCHULTZE angegeben hat, wiewohl mit dieser Bezeichnung in unserm Falle nur wenig gesagt ist (Fig. 20). Die 8 Micromeren beginnen nun, indem sie sich gleichzeitig abrunden, ihre regelmäßige Anordnung aufzugeben und erleiden Verschiebungen. Diese finden jedoch in verschiedener Weise statt. In vielen Fällen lagen nach einiger Zeit die Micromeren so oder ähnlich, wie in Fig. 21 dargestellt. Andere Arten der Verlagerung habe ich in Fig. 22 u. 23 wiedergegeben. Auf keinen Fall findet dieselbe nach irgendeiner bestimmten Regel statt. Über die mechanischen Ursachen der Verschiebungen konnte ich zu keinem absolut sichern Schluß gelangen. Doch glaube ich annehmen zu dürfen, daß sie nicht auf aktive Bewegungen der Micromeren, sondern auf die inzwischen eingetretenen Teilungen der Macromeren (Fig. 22 u. 23, 24 u. 25) und die dadurch bewirkten Veränderungen der Druckverhältnisse zurückzuführen sind.

Von den Macromeren teilen sich meistens zuerst  $ma_3$  und  $ma_4$ . Es mag dieser Umstand vielleicht die Ursache sein, daß von der geschilderten Verschiebung meist auch zuerst die über  $ma_3$  und  $ma_4$  liegenden Derivate von  $mi_3$  und  $mi_4$  betroffen werden. Die Tochterzellen von  $ma_3$  resp.  $ma_4$  sind mehr oder minder an Größe verschieden. Doch war in allen von mir beobachteten Fällen die kleinere Tochterzelle immer noch deutlich größer als ein Micromer. Die Grenzen zwischen den beiden neuen Zellpaaren zeigen sich bei Betrachtung des Embryos von unten als mehr oder minder radial verlaufende Spalten. Ein genau radialer Verlauf ist, da die Teilung beinahe stets eine ungleiche, nicht möglich (Fig. 24 u. 25). Die kleinere Tochterzelle erscheint ihrer Entstehung gemäß etwas in die Höhe gerückt. Sie vermittelt also sowohl durch Lage wie durch Größe den Übergang zu den „Micromeren“, so daß bereits auf diesem Stadium eine scharfe Trennung derselben von den Macromeren nicht mehr möglich ist.

Als bald teilen sich auch  $ma_1$  und  $ma_2$ . Die Ungleichheit der Tochterzellen ist hier noch viel bedeutender als bei  $ma_3$  und  $ma_4$ . Denn der zu Anfang auch radial verlaufende Teilungsspalt biegt sehr bald um und führt dazu, daß von  $ma_1$  und  $ma_2$  je eine den Micromeren an Größe ungefähr gleiche Tochterzelle abgeschnürt wird. In Fig. 26 läßt sich das Umbiegen des Spaltes sehr gut erkennen, indem  $ma_1$  in der Teilung weiter fortgeschritten ist als  $ma_2$ . Fig. 26 stellt übrigens einen der — seltneren — Fälle dar, in denen  $ma_1$  und  $ma_2$  sich vor  $ma_3$  und  $ma_4$  teilen. Auch ist hier von der Verschiebung der Micromeren noch nichts zu sehen.

Das von  $ma_3$  und  $ma_4$  abweichende Verhalten der Macromeren  $ma_1$  und  $ma_2$  bei der Teilung kann ich mir nur daraus erklären, daß diese, wie ein Blick auf Fig. 18 lehrt, sich eben in ganz andern Lagerungsverhältnissen finden als jene. Dadurch, daß die Micromerenkappe nach der Seite von  $ma_3$  und  $ma_4$  hin verschoben ist, ruht sie zum größten Teile auf diesen Macromeren. Hingegen nehmen  $ma_1$  und  $ma_2$  eine viel ungehindertere Lage ein, zumal sie nach der freien Seite hin noch vorgewölbt erscheinen. Die Bedingungen, unter denen sie bezüglich ihrer Gestalt und Lage sich befinden, wenn sie in die Teilung eintreten, sind denen bei der Teilung der Blastomeren des Vierzellenstadiums gegebenen sehr ähnlich, auch bezüglich der Kernverhältnisse, wie wir sehen werden. Es ist daher auch das Resultat ein ähnliches:  $ma_1$  und  $ma_2$  schnüren, wie die Blastomeren des Vierzellenstadiums, nach oben zu je ein „Micromer“ ab, während  $ma_3$  und  $ma_4$  entsprechend ihren andern Druck- und Lageverhältnissen sich in der besprochenen abweichenden Weise verhalten.

Ich habe im Vorstehenden denjenigen Modus geschildert, der die Regel bildet. Kleine Abweichungen, die auch hier auftreten, sind von untergeordneter Bedeutung und können daher übergangen werden.

Von diesem Zeitpunkte an ist es nicht mehr möglich, das Schicksal des einzelnen Blastomers zu verfolgen. Die Zellteilungen treten ohne bestimmte Regel bald hier, bald dort ein. Es bleibt jedoch die Größenzunahme der Blastomeren vom obern zum untern Pol stets bestehen. Die Zellen selbst sind zunächst noch ziemlich locker zusammengefügt und sind nach außen abgerundet und vorgewölbt (Fig. 27, 28). Wir haben das von manchen Autoren als „Morula“ angesprochene Stadium vor uns. Ich kann diese Bezeichnung im Hinblick auf die innern Verhältnisse im vorliegenden Falle nur dann

gelten lassen, wenn damit nicht der Begriff einer vollkommen soliden Zellenanhäufung verbunden wird.

Bald werden unter fortwährenden Teilungen die Oberflächen der einzelnen Blastomeren flacher, durch festern Zusammenschluß zeigen sie in der Daraufrsicht polygonalen Umriß und gewinnen in ihrer Gesamtheit epitheliales Aussehen (Fig. 28, 29).

Im Folgenden seien die Resultate der Untersuchung der 5–10  $\mu$  dicken Schnitte wiedergegeben. Durch die Konservierung werden die Oberflächenbilder vielfach verändert und undeutlich gemacht. Insbesondere scheint die stark schrumpfende Eihaut einen Druck auf den Embryo auszuüben, wodurch von dem Relief das meiste verloren geht. Zum Beispiel zeigen sich auf Schnitten die einzelnen Blastomeren weit weniger vorgewölbt. Es wurden daher auch sämtliche Oberflächenansichten dieser Arbeit nach dem Leben gezeichnet.

Nach der 1. Teilung gleichen die beiden entstandenen Blastomeren in der Verteilung von Dotter und klarem Plasma und in der Lage des Kernes dem ungeteilten Ei. Sie sind einander mit einer ziemlich großen Fläche angelagert (Textfig. A.). Bei der 2. Teilung stellen sich die Spindelachsen senkrecht zur 1. Teilungsrichtung, d. h. so ein, daß die mit der Teilung verbundene Ausdehnung in der Achsenrichtung den geringsten Widerstand zu überwinden hat. Das wird aber durch diese Entwicklung erreicht, indem dabei jedes Blastomer nicht nur, wie erwähnt, dieselbe Grundform besitzt wie das ungeteilte Ei, sondern auch in seinen Lagebedingungen diesem sehr nahe gleichsteht. Denn die Anlagerung des Schwesterblastomers kann bei der zur Anlagerungsfläche parallelen Stellung der Spindelachse auf den Teilungsmechanismus nur einen untergeordneten hemmenden Einfluß ausüben. Dieser kommt überhaupt nicht in Betracht, wenn die Teilung an beiden Blastomeren gleichzeitig beginnt. Wir verstehen, daß die 2. Teilung meridional wie die 1. und senkrecht zu dieser verläuft.

Anders liegen nun die Verhältnisse zu Beginn der 3. Teilung. Die Gestalt der Blastomeren freilich ähnelt noch der des Zweizellenstadiums. Es ist also ohne weiteres gar nicht einzusehen, warum nicht auch die 3. Teilung eine meridionale sein könnte wie die 1. und 2. Demgegenüber ist aber zu bemerken, daß die Lageverhältnisse des einzelnen Blastomers andere geworden sind. Nehmen wir an, ein solches schicke sich zu einer meridionalen Teilung an. Es würde diese durch eine Kernteilung bei quergestellter Spindelachse eingeleitet, wie auf dem Zweizellenstadium. Der dabei schon auf-



tretenden Ausdehnung des Blastomers nach beiden Seiten wirkt jedoch der Druck der beiden benachbarten Blastomeren entgegen. Es liegt die Annahme sehr nahe, daß durch diesen Druck die Teilungslinie in eine zum Meridian mehr oder minder schiefe Richtung gedrängt wird, wie dies bei der Schilderung der äußerlich wahrnehmbaren Erscheinungen bereits gezeigt wurde.

Es könnte nun der Einwand erhoben werden: Wenn auf das sich teilende Blastomer beiderseits ein Druck wirkt und eine meridionale Teilung verhindert, warum verläuft dann die Teilung nicht sofort genau äquatorial, indem doch auf diese Weise der seitliche Druck ganz eliminiert würde? Tatsächlich sahen wir, daß die 3. Teilung nur relativ selten genau äquatorial stattfindet, meist hingegen mehr oder minder schräg und unter Umbiegen des anfangs fast meridional gerichteten Spaltes. Es ist jenem Einwand folgendes entgegenzuhalten: Wollte ein einzelnes Blastomer innerhalb des Verbandes der 4 Blastomeren sich äquatorial teilen — wie oben

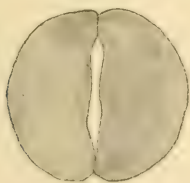


Fig. B.

Äquatorialschnitt durch ein etwas  
älteres Zweiblastomerenstadium als  
Textfig. A. 30:1.

gesagt, beginnt die 3. Teilung sehr häufig an einem Blastomer —, so würde dabei allerdings der seitliche Druck in keiner Weise hindernd wirken. Da jedoch mit einer solchen Teilung stets eine Streckung in der Richtung der Polachse verbunden sein muß, so würden auch hier die Nachbarblastomeren hinderlich sein. Denn indem sie dem sich teilenden Blastomer mit ziemlich großer Fläche angelagert und mit ihm in irgendeiner Weise verlötet sind, setzen sie einer Verschiebung an dieser Fläche, wie sie die Teilung erfordert, einen der Reibung vergleichbaren Widerstand entgegen (Textfig. C). Wir können uns so erklären, warum die 3. Teilung, wiewohl im Prinzip als äquatorial zu deuten, doch weder genau äquatorial noch genau meridional in Wirklichkeit verläuft, sondern schräg (resultierende Bewegung).

Diese Darstellung ist aber insofern schematisch und einem idealen Fall angepaßt, als tatsächlich niemals ein einzelnes Blastomer seine 3. Teilung vollständig zu Ende bringt, bevor auch die andern sie beginnen. Sobald aber mehrere nebeneinanderliegende



Blastomeren sich teilen, steht der äquatorischen Teilung — zum mindesten auf der einen Seite — kein Hindernis mehr entgegen. Verständlich wird daraus das bei äußerer Betrachtung häufig beobachtete Umbiegen des Spaltes aus beinahe meridionaler in äquatoriale Richtung. Lehrreich ist in dieser Hinsicht Fig. 15, wo die Teilung von Blastomer 3 sofort mit einem genau äquatorialen Spalt beginnt, was nur dadurch ermöglicht ist, daß Blastomer 2 und 4 schon in Teilung begriffen sind. Auch in Fig. 13 beginnt die Teilung an 2 benachbarten Blastomeren. Sonst tritt das Umbiegen des Spaltes allemal dann ein, wenn der Teilung eines Blastomers die der benachbarten nachfolgt.

Die verschiedenen Bilder, die diese 3. Teilung bietet, scheinen also in erster Linie hervorgebracht durch das Variieren der Zeitdifferenzen, mit denen die einzelnen Blastomeren in die Teilung eintreten. Werden die 4 Blastomeren gleichzeitig von der Teilung betroffen, so verläuft auch die Furche von Anfang an genau äquatorial. Diesen Fall habe ich bei *Petromyzon* nur ein einziges Mal beobachtet. An Embryonen von ähnlich sich entwickelnden Amphibien kann er die Regel bilden. Zum Vergleiche habe ich in Fig. 18a das entsprechende Stadium von *Siredon*, ebenfalls nach dem lebenden Objekt, wiedergegeben.

Ich habe diese Vorgänge etwas eingehender besprochen, weniger weil ich glaube, daß mein Versuch einer mechanischen Erklärung eine völlig einwandfreie, restlose Deutung derselben darstellen könnte, als vielmehr aus zwei andern Gründen, einmal, um zu zeigen, daß für jeden Vorgang die Art, wie er sich abspielt, sich ergibt als notwendige Folge der vorausgegangenen Prozesse und der dadurch geschaffenen Bedingungen. Dies gilt für den normalen Verlauf so gut wie für jede Abweichung davon. Man darf sich jedoch nicht der Illusion hingeben, daß diese „Bedingungen“ identisch seien mit den „Ursachen“ organischen Geschehens. Sie wirken nur auf das Wie? eines Vorgangs bestimmend ein und können höchstens als „äußere Ursachen“ bezeichnet werden. Ihrer Wirkungsweise kann man auf Grund rein mechanischer Prinzipien nachzugehen suchen. Die eigentlichen oder „innern“ Ursachen alles Werdens können durch derartige mechanistische Erklärungsversuche kaum je ergründet werden. — Zweitens wollte ich dartun, daß bei einer Form wie *Petromyzon*, die doch allgemein als besonders „ursprünglich“ gilt, die Verhältnisse durchaus nicht immer so einfach und durchsichtig sind, daß sie als eine Art Schema gelten könnten. Gerade das

Variable, Unregelmäßige, nicht nach einer bestimmten Richtung hin extrem und typisch Ausgebildete ist das Ursprüngliche. Erst mit der Zeit entstehen daraus durch Fixierung des einen oder andern Modus und Weiterentwicklung in einer bestimmten Richtung extreme Bildungen. Als solche sehe ich an die „einfache“ Gastrulation bei *Amphioxus*. Das gleiche möchte ich auch behaupten von andern embryonalen Vorgängen, wie geometrisch genauer Furchenverlauf und äquale Teilung dotterarmer Eier, Dinge, die vielfach als „einfach und folglich ursprünglich“ dem „abgeänderten“ oder „abweichenden“ Modus gegenübergestellt werden, wie wir ihn etwa in unserm Falle vor uns haben.

Schon wenn wir einem Vorgang das Prädikat „einfach“ beilegen wollen, ist Vorsicht am Platze. Denn wir bezeichnen gern das als einfach, was von unserm Verstande am leichtesten begriffen wird



Fig. C.

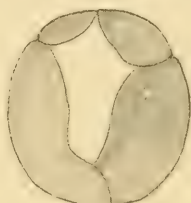


Fig. D.



Fig. E.

Fig. C. Horizontalschnitt durch das Vierblastomerenstadium in der Höhe der Kerne. 30:1.

Fig. D u. E. Vertikalschnitte aus einer Serie. 8 Blastomeren. Keimhöhle. 30:1.

und unserer begriffsbildenden Tätigkeit als Grundlage für weniger leicht Begreifbares dienen kann. Was verbürgt uns aber, daß ein solcher Vorgang auch für die Natur am „einfachsten“ hervorzubringen ist? Außerdem können wir an manchem Beispiel erkennen, daß die Natur zur Erreichung eines bestimmten Zieles durchaus nicht immer den für unsere Begriffe einfachsten Weg geht.

Zu Beginn der 2. Teilung entsteht zwischen den Blastomeren ein Spaltraum, der nach vollendeter Teilung mit entsprechend veränderter Gestalt bestehen bleibt (Textfig. B u. C). Wir haben ihn als Blastocöl zu bezeichnen. Infolge der Größendifferenz und Anordnung der nun entstehenden Blastomeren muß die Lage der Keimhöhle eine exzentrische werden (Textfig. D u. E). Ihr Kontur wird, zunächst wenigstens, lediglich bestimmt durch die Gestalt der sie einschließenden Blastomeren. Die Kerne der 4 Micromeren liegen

etwa in deren Mitte, die der Macromeren ihrem obern Ende genähert.

Schnitte durch weiter entwickelte Embryonen lehren, daß die 1. Teilung, die konzentrisch, d. h. so verläuft, daß ein mit keinem Teile seiner Oberfläche an die Außenwelt grenzendes Blastomer entsteht, sehr spät stattfindet. Sie tritt stets an einem großen Blastomer der untern Hemisphäre zuerst auf, wenn die Zahl der Blastomeren auf — schätzungsweise — 40 gestiegen ist. Im übrigen war bezüglich der Zeit ihres Erscheinens keine Gesetzmäßigkeit festzustellen. An den Schnittserien dieser und der folgenden Stadien erkennen wir, daß die Blastomeren, wie schon am lebenden Objekt festgestellt, zunächst nur locker zusammengefügt sind und mehr oder

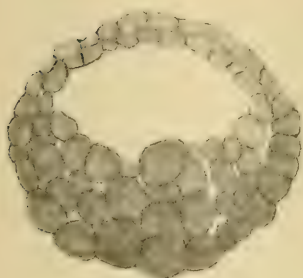


Fig. F.



Fig. G.



Fig. H.

Fig. F, G u. H. 3 Medianschnitte durch Blastulae, entsprechend Fig. 28 u. 29. 43:1.

minder rundlichen Kontur besitzen (Textfig. F). Mit zunehmender Anzahl und verminderter Größe schließen sie sich jedoch dichter zusammen (Textfig. G, H). Diese Veränderung bestimmt einerseits das äußere Aussehen des Embryos, der nunmehr glatte Oberfläche zeigt, andererseits die Gestalt des Blastocöls. Dieses hat regelmäßigen Kontur angenommen und liegt, wie zuvor, exzentrisch. Es wird umgeben von einer dünnern, obern Wand (Keimhöhlendecke) und einer dickern, untern Schicht (Keimhöhlenboden). Erstere besteht anfangs aus 1, dann aus 2, zuletzt fast überall aus 3 Zellschichten. Deren Elemente sind vorwiegend Abkömmlinge der „Micromeren“ und enthalten kleine Dotterplättchen. Die Zellen des Bodens stammen von den „Macromeren“ ab, sind größer als die der Decke und führen auch zahlreichere und größere Dotterplättchen. Auch sie bilden anfänglich nur eine einzige Lage unter dem Blastocöl, liegen aber mit zunehmender Verkleinerung zu 8—10 übereinander.



Decke und Boden der Keimhöhle sind durch eine Übergangszone verbunden, deren Elemente (s. oben) auch bezüglich des Dottergehalts zwischen Micro- und Macromeren vermitteln. Die untere Begrenzung der Keimhöhle ist nicht eben, sondern etwas konkav, so daß diese einen regulären, annähernd kreisförmigen Kontur besitzt. Äußerlich unterscheiden sich Macro- und Micromerenhälfte des Embryos durch die etwas hellere Färbung der letztern. Der Embryo selbst, den wir nunmehr als „Blastula“ bezeichnen können, ist annähernd kuglig, in der Richtung der Vertikalen etwas gestreckt.

Ich halte es nicht für zweckmäßig zu scheiden zwischen „Furchung“ und „Blastulabildung“, da diese beiden Begriffe sich nicht trennen lassen und die dadurch bezeichneten Perioden der Entwicklung ganz unmerklich ineinander übergehen. Freilich verläuft jede Entwicklung so, daß eins ins andere überleitet und nichts Neues plötzlich anhebt. Trotzdem sind wir dann, aber auch nur dann, berechtigt, von getrennten Entwicklungsperioden zu sprechen, wenn durch diese im einzelnen ein gewisses Resultat hervorgebracht wurde. So findet die „Furchung“ keinerlei speziellen Abschluß. Dagegen ist ein solcher gegeben durch die Fertigstellung der Blastula und späterhin durch die Vollendung der Gastrulaeinstülpung. Aber auch damit hat es seine Schwierigkeiten. Wir müssen nach der üblichen Definition in unserm Falle die Blastula schon vom Achtzellenstadium bis zum Auftreten der ersten Einstülpung als bestehend erachten. Bis dahin sind aber, wie wir sehen werden, mit dem Embryo schon beträchtliche Veränderungen vorgegangen, die bereits dem Gastrulationsprozeß angehören, aber doch den Charakter des Ganzen als Blastula bestehen lassen.

Während in den ersten Entwicklungsstadien die Teilung des einzelnen Blastomeren auf die Gestalt des ganzen Embryos verändernd einwirkt, geht jetzt mit dem Kleinerwerden und festen Zusammenschluß der Blastomeren der Verlust von deren — gewissermaßen — selbständiger Existenz Hand in Hand. Die Veränderungen werden nunmehr bewirkt durch Verschiebungen von Zellenmassen. Es ist dabei jedoch stets zu bedenken, daß wir zur Erklärung auch dieser Veränderungen, wie überhaupt aller Phasen der morphologischen Sonderung, nur die wiederholte Zellteilung zur Verfügung haben. Diese findet allerdings je nach der Beschaffenheit und Lage der sich teilenden Zellen in verschiedener Weise und Häufigkeit statt.



Wie wir sahen, entstanden schon nach den ersten Teilungen Zellen, die auch für unser Auge deutlich erkennbare Verschiedenheiten aufwiesen. So wird die fortschreitende Entwicklung identisch mit der Ausbildung der einmal gegebenen Differenzen.

Weder in der Ontogenese noch in der Phylogenese hebt plötzlich etwas vollkommen Neues an. Es ist daher anzustreben, den Gang der Entwicklung aus einem einheitlichen Bewegungs- und Verschiebungsprinzip zu erklären. Dieses verändert, indem es wirkt, zugleich fortwährend die Bedingungen, unter denen es wirkt. So tritt es uns äußerlich als eine Reihe qualitativ verschiedener Entwicklungsmechanismen entgegen, während wir tatsächlich nur die verschiedenen, aus den jedesmal voraufgegangenen Veränderungen sich ergebenden Wirkungsformen desselben Prinzips vor uns haben.

### Die Gastrulation.

Der Vorgang der Gastrulation wurde ebenfalls am lebenden Objekt und auf Schnittserien studiert. Zur Orientierung sei angegeben, daß wir vorläufig die Schnittrichtung parallel zur Äquatorialebene als frontal bezeichnen wollen. Da ferner, wie wir sehen werden, am Embryo bald eine bilaterale Symmetrie sichtbar wird, so können wir die zur Äquatorialebene senkrechte Schnittrichtung, falls sie parallel zur Längsachse verläuft, als sagittale bzw. mediane, falls sie dagegen die Längsachse senkrecht schneidet, als quere bezeichnen.

Die Blastula weist äußerlich noch keine Veränderungen auf. Frontalschnitte hingegen lassen erkennen, daß innerlich die — scheinbar — radiäre Symmetrie bereits eine sichtbare Störung erlitten hat. Schon bei relativ jungen Blastulis kann man auf solchen



Fig. J.



Fig. K.

Fig. J. u. K. Frontalschnitte.

Fig. J entsprechend Textfig. G. Fig. K etwas älter. 43:1.

Frontalschnitten bemerken, daß der Kontur des Blastocöls nicht kreisförmig ist, auch nicht genau elliptisch, sondern eiförmig, an dem einen Ende etwas spitzer zulaufend (Textfig. J, K). Es liegt also schon auf diesem Stadium eine bilaterale Symmetrie vor, und es läßt sich ein „Vorn“ und „Hinten“ unterscheiden. Mit Rücksicht auf die spätere Entwicklung will ich das stumpfere Ende des Blastocöls als nach hinten gewandt bezeichnen. Die angedeutete Differenz wird noch deutlicher bei Betrachtung der die Blastocölvand bildenden Zellen an der Übergangszone. Das jüngste abgebildete Stadium (Textfig. J) läßt schon erkennen, daß die Zellen am Hinterende kleiner sind als vorn und sich bereits zu einem dichtgeschlossenen dreischichtigen Epithel zusammenschließen, während am entgegengesetzten Ende die Zellen noch abgerundet und locker zusammengehäuft erscheinen. Es liegt also hier schon zeitliche Verschiebung in der Differenzierung vor, die auch fernerhin bestehen bleibt und in ihren Konsequenzen von der größten Bedeutung für die Entwicklung ist. — Ich bemerke ausdrücklich, daß diese Bilder nicht etwa durch schiefe Schnittrichtung entstanden sind, vielmehr wurde diese sorgfältig orientiert. An einem Medianschnitt durch ein etwas älteres Stadium (Textfig. H) ist diese Differenz auch zu bemerken. Zwar ist hier der dichte Zusammenschluß bereits überall erreicht. Aber man sieht, daß hinten (links) die Keimhöhlendeckenzellen (die kleinern Elemente) viel tiefer herabreichen als vorn (rechts). Mithin ist hier der Übergang zu den großen, dotterreichen Zellen der untern Hemisphäre viel allmählicher als dort, wo sich auch die dünne Decke dem Boden bedeutend schroffer ansetzt. Dies wird mit fortschreitender Entwicklung immer deutlicher (s. u. Textfig. P, Q). Diese Beobachtung ist zum Verständnis späterer Vorgänge von Wichtigkeit.

Die Größendifferenz und der verschiedene Dottergehalt der Zellen in den einzelnen Regionen des Embryos sind zugleich ein Maß für die Häufigkeit der Zellteilungen. In einem Bezirk kleinerer Zellen folgen die Zellteilungen rascher aufeinander. Dadurch ist der Konsum an dem die zur Teilung nötigen Energie liefernden Dotter ein größerer, d. h. die Dotterplättchen werden kleiner. An den Medianschnitten ist wohl zu beachten, daß der Bezirk der kleinsten Zellen nicht etwa am Pol der Blastula liegt, sondern nach hinten zu verschoben, so daß wir auch hier die Stelle maximaler Zellvermehrung anzunehmen haben. Mit dieser Tatsache steht die oben besprochene Differenz an den Zellen der beiden Enden des

Embryos im Zusammenhang. Auch sie ist für den eigentümlichen Gang der Einstülpung bei *Petromyzon* von Bedeutung.

Indessen ist die bilaterale Symmetrie auch äußerlich sichtbar geworden, indem der Äquator mehr oder minder die Gestalt einer Ellipse angenommen hat. Sie wird noch deutlicher durch folgenden, am lebenden Objekt beobachteten Vorgang. Zunächst zeigt sich

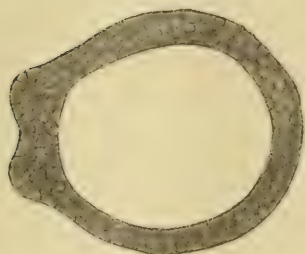


Fig. L.

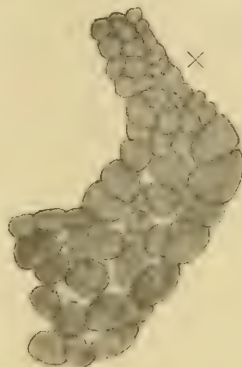


Fig. M.

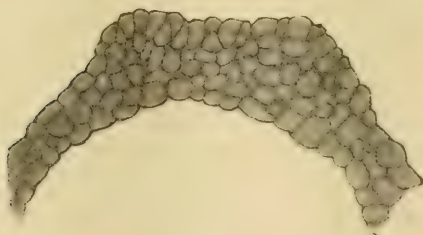


Fig. N.

Fig. L. Frontalschnitt, entsprechend Fig. 38. 43:1.

Fig. M u. N. Hinterer Teil eines Median- und eines Frontalschnittes, entsprechend Fig. 37. 71:1.

eine äquatoriale rings um den Embryo herumlaufende wulstartige Erhebung, die allerdings recht geringe Elevation besitzt und außerdem nur von geringer Dauer ist (Fig. 35). Auch kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, daß sie regelmäßig auftritt.<sup>1)</sup> Stets

1) EYCLESHYMER hat (1895) bei *Siredon* eine ähnliche Bildung beobachtet, die er als „germ-ring“ bezeichnet und — meiner Meinung nach — unrichtigerweise mit einer ventralen Blastoporuslippe in Beziehung

aber entsteht in der Folge am hintern Ende eine quere, beträchtlich höhere Leiste (Fig. 36), deren beide Enden alsbald stärker vorragen und infolgedessen von hinten den Eindruck von zwei isolierten Buckeln machen (Fig. 38). Die Ansicht vom Pol und Frontalschnitte lassen aber die wahren Gestaltsverhältnisse erkennen (Fig. 27, Textfig. L, N). Die Leiste verläuft fast über die ganze Breite des Embryos. Sie liegt genau an der Stelle, wo die Keimhöhlendecke in die untere Hemisphäre übergeht. Dies läßt sich an diesem Ende, wo ja der Übergang ein relativ schroffer ist, leicht feststellen. An Medianschnitten zeigt sich die obere Hälfte der Erhebung aus kleinern, die untere aus größern Zellen zusammengesetzt (Textfig. M.) Die Zellen, die der Erhebung benachbart sind, erscheinen im Gegensatz zu ihrer frühern isodiametrischen Gestalt vielfach in der aus Textfig. M bei x ersichtlichen Weise komprimiert. Besonders kenntlich ist dies an den kleinen Zellen der äußersten Schicht, die gewissermaßen von oben nach unten gestaut aussehen. Etwas Ähnliches, aber in querer Richtung, läßt sich an den Zellen der Erhebung selbst beobachten (Textfig. N).

Die vorragenden Enden der Leiste erheben sich nun noch mehr zu 2 förmlichen Buckeln, unter gleichzeitiger Verkürzung der Leiste (Fig. 39). Frontalschnitte lehren, daß zwischen ihnen die Leiste selbst als eine Verdickung der Wand fortfährt zu bestehen. In der Folge nähern sich die Buckel immer mehr und werden immer deutlicher (Fig. 40, 41). Dann aber nimmt die trennende Einsenkung zwischen ihnen an Tiefe ab (Fig. 43, 44), und sie verschmelzen zu einer einheitlichen Erhebung. Diese verrät ihre Entstehung aus paarigen Anlagen zunächst noch durch ihre etwas abgeplattete Vorderfläche (Fig. 46), rundet sich aber bald vollständig ab (Fig. 47, 49).

Vor Besprechung der weiteren Veränderungen wollen wir zunächst versuchen, für die bisher geschilderten eine Erklärung zu finden. Zu Beginn dieses Kapitels wurde darauf hingewiesen, daß die Stelle der kleinsten Zellen, wo also die Zellteilungen am häufigsten und raschesten aufeinander folgen, nicht am obern Pol, sondern dem

---

setzt. Es lassen auch seine Figuren keinerlei Kontinuität mit der definitiven, sehr spät erscheinenden ventralen Blastoporuslippe erkennen. Ich meine vielmehr, daß es sich in seinem wie in meinem Falle um vorübergehende Erscheinungen handelt, die zwar mit der dorsalen Blastoporuslippe gemeinsame Entstehungsursache haben und auch — am Hinterende — in sie übergehen, deswegen aber doch nicht in allen ihren Teilen mit ihr verglichen werden dürfen.

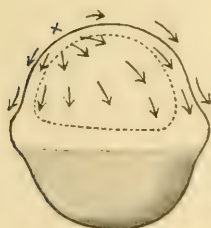


Hinterende der bilateral-symmetrischen Blastula genähert liegt. Die Tatsache, daß in der obern Hemisphäre im allgemeinen die Zellen kleiner sind als in der untern, hat zur Folge, daß in ersterer die Zellvermehrung eine raschere ist. Dies führt dazu, daß die Keimhöhlendecke eine Ausdehnung in der Fläche erfährt. Dies würde bei einer allseitig gleichen Hohlkugel einfach zu einer Vergrößerung des Umfangs und des Volumens führen. Hier aber kann die untere Hemisphäre mit der obern in der Ausdehnung nicht Schritt halten. Infolgedessen erfährt die Ausdehnungsbewegung einen Widerstand an der äquatorialen Übergangszone der Blastula, wo obere und untere Hemisphäre aneinander grenzen. Es wird also hier das Ausdehnungsbestreben der Keimhöhlendecke einen zentrifugalen Druck hervorrufen, der zunächst an allen Stellen des Äquators wohl annähernd gleich ist. Genau ließ sich das nicht feststellen. Denn die äußerlich sichtbare Wirkung dieses Druckes, das Auftreten jenes äquatorialen Ringwulstes, ist nur im Leben gut zu beobachten. Ich konnte bei seiner geringen Erhebung und schnell vorübergehenden Existenz keine Klarheit darüber gewinnen, ob er vielleicht an einer Stelle stärker hervorträte als an einer andern. Am konservierten Material konnte ich denselben nicht auffinden, sei es nun, daß zufällig kein Exemplar in dem betreffenden Stadium darunter war oder die bei der Konservierung unvermeidlichen Schrumpfung das Gebilde so undeutlich machten, daß ich seine Identität mit dem im Leben beobachteten nicht zu behaupten wage. — Ich habe in dem ersten der auf S. 164 beifolgenden Schemata die mutmaßlichen Richtungen der Druckausbreitung durch Pfeile angedeutet.

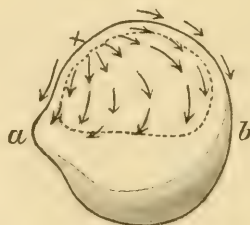
Einen weitem Beweis für das Ausdehnungsbestreben der obern Hemisphäre bietet auch die mehrfach gemachte Beobachtung, daß vor Auftreten des Ringwulstes die Blastula eine Streckung in Richtung der Vertikalachse erfuhr. Doch beobachtete ich diese Streckung auch während und nach der Bildung des Wulstes. Es ist eben zu bedenken, daß man eine Zellschicht in ihren mechanischen Reaktionen auf Zug und Druck nicht ohne weiteres mit denen einer anorganischen Substanz vergleichen kann, da man bei ersterer vielfach mit individuellen Verschiedenheiten zu rechnen hat.

Jedenfalls läßt sich aus alledem erkennen, daß nunmehr eine intensive Zellbewegung eingesetzt hat, indem die Spannung der obern Hemisphäre sich auf irgendeine Weise auszugleichen sucht. Dieser Ausgleich wurde eingeleitet durch die Bildung jenes äquatorialen Wulstes. Er erleidet aber bald eine beträchtliche Modifikation durch

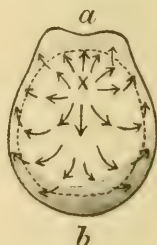
Anlage der beschriebenen Leiste und der beiden Buckel. Es wurde oben hingewiesen auf die Verschiedenheit des Übergangs von großen in kleine Zellen am vordern und hintern Ende des Embryos. Am Vorderende ist der Übergang ein sehr allmählicher, und die großen Zellen reichen weiter hinauf. Infolgedessen wird hier von der Druckzentrale (×) kommende Schub ganz allmählich langsamer weiter geleitet und gewissermaßen gebremst, da keine bevorzugte Stelle da ist, wo er sich in einer bestimmten Bildung äußern könnte. Indem also in der Medianlinie die Zellenströmung ziemlich wirkungslos verläuft, wird sie an den Seiten nach Stellen geringern Widerstandes abgelenkt, d. h. nach hinten zu (Schemata II u. III). Denn am Hinterende, wo der Übergang der Hemisphären ein schroffer ist und außerdem die Stelle der kleinsten Zellen näher liegt, prallt die von oben kommende Bewegung auf das Hindernis der großen Zellen unmittelbar auf. So entsteht hier die „Leiste“, während die von



Schema I.



Schema II.



Schema III.

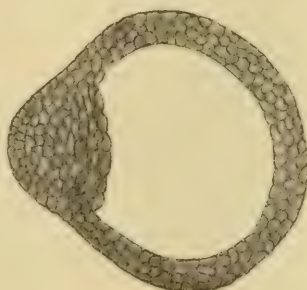
der Seite kommenden, ursprünglich auch nach dem Äquator gerichteten, aber abgelenkten Strömungen die Bildung der knopfförmigen Enden der Leiste und dann der Buckel hervorruft. Des weitern bewirkt sie die Annäherung der Buckel und ihre endliche Verschmelzung zu einer einheitlichen Erhebung.

Die Oberflächenvergrößerung der obern Hemisphäre findet auch ihren sichtbaren Ausdruck in der Zunahme ihres äußern Umfangs im Vergleich zu dem untern soliden Teile. Dies ist besonders bei Betrachtung des lebenden Embryos von unten sehr deutlich erkennbar. Fig. 44 u. 48 zeigen, wie die obere Hemisphäre, über die untere hervortretend, sich ziemlich scharf von ihr absetzt, am schärfsten am Hinterende, so daß sich über der Leiste und den Buckeln eine förmliche Rinne ausbildet. Diese stellt aber nicht etwa, wie HATTA (1907) meint, eine selbständige Bildung dar, sondern ist lediglich eine Folge der geschilderten Wachstumsdifferenzen (Fig. 42,

45). Sie bleibt fortan — mit einer gewissen Einschränkung — ihrem Wesen nach bestehen, behält jedoch ihre Lage nicht bei. Denn sie bleibt nicht an dem Zellbezirk, wo sie anfangs liegt, sondern rückt später nach begonnener Einstülpung, mit zunehmender Reduktion der Keimhöhle, stets äußerlich deren untere Grenze markierend, höher hinauf und wird unsichtbar, sobald der letzte Rest der Keimhöhle geschwunden ist.

Während durch diese Rinne die Begrenzung der durch Verschmelzung der Buckel entstandenen Erhebung nach oben zu eine scharfe ist, läßt sich das gleiche von ihrer untern Grenze nur anfangs sagen. Dann wird dieser Übergang ein ziemlich sanfter, wiewohl die Erhebung selbst immer noch an Höhe zunimmt (vgl. Fig. 42 mit 45). Das Wachstum der Erhebung hat seine Ursache in dem Nachdrängen des von oben und von den Seiten kommenden Materials, das auf diese Weise einen Ausweg sucht, nachdem einmal ein Anstoß dazu gegeben ist.

Fig. O.  
Frontalschnitt,  
entsprechend Fig. 48.  
43 : 1.



Wenig später hat es auf Frontalschnitten den Anschein, als sei die Erhebung tiefer herabgerückt, indem die Stelle der Wand, die sie trägt, auch nach innen zu dicker ist (Textfig. O). Genauerer Zusehen und Vergleich mit den zugehörigen Medianschnitten lehrt jedoch, daß es sich damit etwas anders verhält. Es beginnt nämlich jetzt die von oben kommende Zellströmung (S. 164, Schema II) über die beiden seitlichen, die aus naheliegenden Gründen von Anfang an schwächer waren, das Übergewicht zu erhalten. Da nun ferner das Auftürmen von Zellen — schon aus Platzmangel — nicht in infinitum weitergehen kann, sucht sich der Druck einen andern Ausweg, indem die Zellenmassen der Erhebung — zunächst vorwiegend die tiefer liegenden Macromeren — nach innen, nach dem Blastocöl hin, ausweichen. In diese nach innen gerichtete Bewegung werden nun auch noch benachbarte Macromeren mit hineingezogen, so daß sehr

bald auf dem Keimhöhlenboden ein Hügel entsteht, der sich dann der benachbarten Keimhöhlenwand anlegt. Textfig. O zeigt sehr schön die bogenförmige Anordnung der ins Innere rückenden Micromeren, Textfig. P den Hügel des Keimhöhlenbodens, nachdem er sich der Micromerenwand angelegt hat.

Es ist klar, daß diese Einwärtsbewegung die Einleitung der Gastrulation ist, insofern ihre Fortsetzung zur Einstülpung und Blastoporusbildung führt. Doch ist zu bemerken, daß zu einer Zeit, wo die geschilderte Hügelbildung schon weit gediehen ist, äußerlich noch kaum eine Spur von einem Blastoporus zu sehen ist, jedoch erscheint dieser sehr bald nachher (Textfig. Q, R). Dadurch, daß

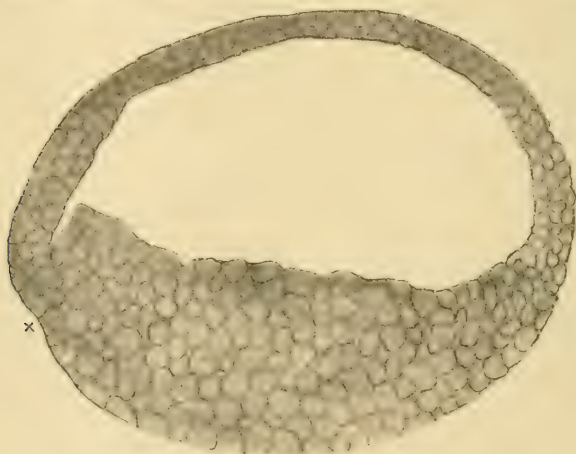


Fig. P.

Medianschnitt. 71:1.

die sie bildenden Zellen ins Innere verlagert werden, schwindet die Erhebung als solche. Was äußerlich als ihr ähnliche Bildung fortexistiert, ist tatsächlich etwas anderes, wie die Medianschnitte erkennen lassen.

Indem nämlich die Micromerendecke der Keimhöhle an der Stelle ihres Übergangs in die Macromerenmasse einen von oben kommenden Druck auf deren Peripherie ausübt, gleitet sie schließlich von ihr ab, wobei manchmal im Innern direkt eine Spaltbildung zu beobachten ist. Durch diese wird offenbar das Anlegen des Macromerenhügels an die Wand begünstigt resp. beschleunigt, so daß er bisweilen sofort in dieser Lage sich bildet (Textfig. P).

So bewirkt also die Micromerendecke durch ihre Ausdehnung



die Verlagerung der „Erhebung“ nach innen und leitet so die Gastrulation ein. Beides wird folglich in keiner Weise durch eine Eigenbewegung der Macromeren veranlaßt, wie HATTA durch die Annahme einer „own activity“ derselben anzudeuten scheint. — Die nach innen gerückte Macromerenmasse erscheint also äußerlich durch die Micromerendecke überzogen. Da nun dem von ersterer ausgeübten Druck die hinter ihr liegenden Macromeren nicht ohne weiteres nachgeben, so wölbt sie die viel elastischere dünne Decke vor, so daß wir ein ganz ähnliches Bild bekommen wie vor dieser Verschiebung (vgl. Fig. 55 mit Fig. 42). Über dieser Vorwölbung erscheint auch eine Rinne, wie wir sie früher beobachteten, die auch mit jener annähernd die gleichen Entstehungsursachen hat (Fig. 50—59).

Sofort nachdem die Überziehung der Macromeren durch die Micromerendecke erfolgt ist, zeigt sich auch etwas unterhalb der Stelle, wo früher die Mitte der Erhebung lag, also innerhalb der Macromeren, die erste Andeutung des Blastoporus (Fig. 50; Textfig. P u. Q bei \*). Er verdankt seine Entstehung denselben Zellenbewegungen, die vorher das Einwärtsrücken der Macromeren, die Entstehung der Buckel und die Entwicklung der queren Leiste bewirkten. Wir können hier wieder sehr gut erkennen, daß in der Entwicklung nichts absolut Neues plötzlich anhebt, daß Erscheinungen wie die Einstülpung, die scheinbar gar nichts zu tun haben mit den vorausgegangenen Veränderungen, doch nichts anderes sind als die Fortsetzung einer längst in Gang befindlichen Veränderung oder Verschiebung. Diese bringt nur deshalb zu einer gewissen Zeit andere Resultate hervor als früher, weil ihre Wirkungsmöglichkeiten und die Reaktionsbedingungen andere geworden sind.

Am lebenden Objekt erkennt man, daß die Oberfläche der Erhebung nunmehr — im Gegensatz zu früher — aus lauter hellern Micromeren besteht, eine Tatsache, die sich aus dem oben Gesagten von selbst erklärt. Die Erhebung selbst ist viel unbedeutender geworden, als sie zuvor war; späterhin nimmt sie wieder etwas zu. Sie stellt auch keinen rundlichen Hügel mehr dar, sondern einen queren Wulst, der nach beiden Seiten allmählich verläuft. Er ist etwas gekrümmt mit nach unten gewendeter konkaver Seite, so daß dort eine Art Delle entsteht, die erste Anlage des Blastoporus (Fig. 50). Indem dieser sich nach oben zu vertieft, erscheint er wenig später schärfer begrenzt und kerbenförmig (Fig. 51). Die Krümmung dieser Kerbe nimmt dann zu, bis der Blastoporus auf der Seite seiner scharfen Begrenzung, d. h. nach oben zu, halbkreis-

förmigen Kontur bekommen hat (Fig. 52). Den Rand des über ihm liegenden Wulstes können wir jetzt als — dorsale — Blastoporuslippe bezeichnen. Mit fortschreitender Einstülpung nimmt der Durchmesser des Blastoporus ab (Fig. 52—54, 61), eine scharfe Begrenzung hat er aber stets nur an seinem obern — dorsalen — Rand, während er nach der untern Seite hin, die ich vorgreifend als ventrale bezeichnen will, allmählich flach ausläuft. Später, kurz bevor die Neuralanlage entsteht, verwandelt es sich in einen feinen queren Spalt (Fig. 62).

Währenddessen hat der Wulst, dessen unterer Rand die Blastoporuslippe bildet, beträchtlich an Durchmesser zugenommen, wie was ja verständlich ist, da er, wie wir sahen, äußerlich markiert, weit im Innern der Keimhöhlenboden sich gehoben hat. Infolgedessen rückt auch die über ihm verlaufende „Rinne“, die die untere Grenze der allmählich schwindenden Keimhöhle anzeigt, immer mehr hinauf (Fig. 50—59). Gleichzeitig nimmt sie auch an Länge zu und läuft schließlich ganz um den Embryo herum, so daß diesem der den Rest der Keimhöhle umgebende Teil der Micromerenwand wie eine Kappe aufsitzt (Fig. 58, 59). Diese Verlängerung ist aber größtenteils nur eine scheinbare. Sie kommt dadurch zustande, daß der Durchmesser des Embryos nach oben zu kleiner wird und die Rinne ja kein selbständiges Produkt der Keimhöhlendecke ist, sondern von der im Innern aufrückenden Masse hervorgerufen wird.

Deutlicher werden die geschilderten Vorgänge, besonders hinsichtlich der dabei auftretenden Verschiebungen, durch die Betrachtung der zugehörigen Schnittserien. An Medianschnitten folgern wir aus dem Vergleich aufeinanderfolgender Stadien, daß, indem die Blastoporusanlage sich zum Urdarm vertieft und dieser sich beständig verlängert, eine Zellenbewegung eingesetzt hat, die der abwärts gerichteten Bewegung der Micromerendecke parallel, aber entgegengesetzt verläuft (Textfig. P—U). Es hat den Anschein, als ob diese einfach eine Fortsetzung der Ausdehnungsbewegung der Micromerendecke wäre, indem diese sich um die Blastoporuslippe herumschiebt und so gewissermaßen eine Umkehr der Bewegung stattfindet. Ein solcher Umschlag findet aber tatsächlich erst bei relativ weit fortgeschrittener Gastrulation statt. Zunächst kann das jedoch gar nicht der Fall sein, da die dorsale Decke des Urdarmes, der annähernd kreisförmigen Querschnitt seines Lumens zeigt, während einer beträchtlichen Zeit nur von Macromeren resp. Übergangszellen gebildet wird. Später glaube ich eine Beteiligung der

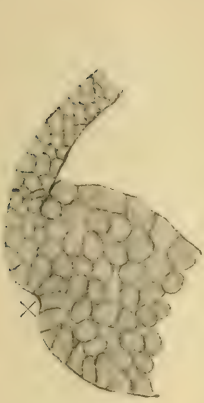


Fig. Q.



Fig. R.

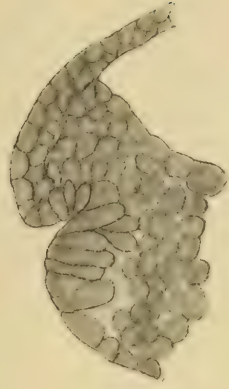


Fig. S.



Fig. T.



Fig. U.

Fig. Q—U.

Teile von Medianschnitten, die Blastoporusgegend darstellend. 71 : 1.

Micromeren mit Sicherheit erkannt zu haben, wiewohl es gerade hier recht schwer ist, Micro- und Macromeren auseinander zu halten. Letztere nämlich schließen sich an der dorsalen Seite des Urdarmes sehr bald epithelial zusammen und werden kleiner, indem sie sich mit zunehmender Häufigkeit teilen. Dadurch verschwindet aber ihre Verschiedenheit von den Micromeren mehr und mehr, und es läßt sich dann kaum noch angeben, woher die einzelne Zelle stammt. Außerdem muß immer wieder betont werden, daß Micro- und Macro-



meren zu jeder Zeit relative, durch Übergänge verbundene Begriffe sind.

Um die Bildung des Urdarmes hauptsächlich aus Macromeren zu verstehen, müssen wir versuchen, uns die dabei stattfindenden Bewegungen klar zu machen. Den Macromeren eigne Aktivität, wenn auch nur im Sinne lebhafterer Teilungstätigkeit, und damit eine selbständige Erzeugung des Urdarmes zuzuerkennen, wie es HATTA tut, ist nicht angängig. Denn schon die ersten Furchungsvorgänge lehren, daß gerade die Macromeren träger sind, sich langsamer und weniger oft teilen. Wir müssen im Gegenteil stets daran festhalten, daß die kleinern Elemente, im epithelialen Verbande der Keimböhlen-decke, es sind, die sich schneller teilen und so durch Flächenvergrößerung der Decke das eigentliche Agens aller Verschiebungen darstellen.

Wie wir sahen, konzentrierte sich der durch die Wachstumsdifferenzen hervorgerufene Druck bisher an dem einen Ende des Embryos. Nachdem aber einmal der Blastoporus sich gebildet hatte, lag für die Macromeren die Möglichkeit eines leichtern Ausweichens ins Innere vor. Dadurch wurde aber auch eine andere Art der Druckverteilung hervorgebracht, und die Ausdehnung der Micromeren-decke bewirkte andere Verschiebungen als bisher. Diese Ausdehnung wird zunächst noch, wie zuvor, ausschließlich bewirkt durch Zellvermehrung, von einem gewissen Stadium der Gastrula ab — der Zeitpunkt schwankt individuell —, jedoch auch durch Einschichtigwerden der Decke. Es ist bemerkenswert, daß diese Einschichtigkeit zuerst etwa an der Stelle auftritt, wo wir — unter Berücksichtigung der indessen eingetretenen Verschiebungen — früher den Ort maximaler Zellvermehrung angenommen hatten.

Wir finden auch hier wieder eine Betätigung des schon ausgesprochenen Prinzips, daß die verschiedenen Entwicklungsvorgänge in letzter Instanz beruhen auf zeitlichen Verschiebungen in der Differenzierung der einzelnen Zellen. Keine Zelle ist von vornherein zu etwas Bestimmtem prädestiniert. Jede macht bis zur Beendigung der „morphologischen Sonderung“ (GOETTE) die gleiche Entwicklung durch. Diese besteht einfach darin, daß die Zelle sich fort und fort teilt und einem bestimmten Maße von Kleinheit der Tochterzellen zustrebt. Da aber diese Teilungen in den verschiedenen Bezirken des Embryos verschieden häufig eintreten, so wird der Bezirk, an dem sie am schnellsten aufeinander folgen, auch zu bezeichnen sein als der in der Differenzierung fortgeschrittenste. Wozu diese zeit-



liche Verschiebung führt, habe ich im Vorstehenden zu zeigen versucht. Sie ist schon zu beobachten bei der Entstehung der 4 Micromeren und legt dort den Grund zu der Asymmetrie des Embryos. Aber auch die Sonderung in Macromeren und Micromeren kommt in der Wirkung einer zeitlichen Verschiebung gleich. Die Macromeren sind von Anfang an in der Entwicklung um mehrere Stufen zurück, indem die Micromeren durch ihre relative Kleinheit, in der sie gleich entstehen, sich gewissermaßen so und so viele Teilungen „gespart“ haben. Da diese Sonderung in Macro- und Micromeren offenbar in der Lage des Kernes und in der Verteilung des Dotters im ungeteilten Ei ihre Ursache hat, so ist auch vielleicht die besprochene Asymmetrie durch etwas Ähnliches bedingt. Einen bestimmten Anhaltspunkt habe ich nicht dafür gefunden.

Bezüglich der Art, wie die erwähnte Einschichtigkeit der Decke zustande kommt, gehen die Meinungen der Autoren auseinander. Nach SCOTT (l. c.), dem sich auch EYCLESHYMER — teilweise — anschließt, wandern die Zellen der innern Lagen an den Keimhöhlenwänden herab nach dem Boden. Nach HATTA keilen sich die Zellen einer Schicht zwischen diejenigen der benachbarten ein. Diesen Modus hält auch EYCLESHYMER für den vorherrschenden. Nach meinen Untersuchungen muß auch ich letzterer Ansicht beipflichten, wenn ich auch mit dem Ausdruck „sich einkeilen“ keineswegs den Begriff einer amöboiden Bewegungsfähigkeit der Zellen verbunden wissen will.

Textfig. V stellt einen Medianschnitt dar durch die Micromerendecke einer halbfertigen Gastrula. Links besteht die Decke aus durchschnittlich 3 Schichten, rechts liegt das Bildungszentrum der Einschichtigkeit. Dazwischen sehen wir, von den weniger fortgeschrittenen Stellen (links) nach den fortgeschrittenen (rechts) weitergehend, wie die Zellen zuerst aus ihrer mehr oder minder polygonalen oder rundlichen Gestalt in eine gestrecktere übergehen. Dann folgen Bilder, auf denen es tatsächlich so aussieht, als „kröchen“ die Zellen der äußern Schicht zwischen die der innern. — Da es sich bei der Erklärung dieser Vorgänge, die sich am vorliegenden Objekt im Leben nicht beobachten lassen, nur um Vermutungen handeln kann, so möchte ich für das Folgende auch nur den Namen der Wahrscheinlichkeit beanspruchen. Es scheint mir nämlich, als ob die immerhin etwas gezwungene Annahme eines aktiven Sicheinkeilens gar nicht nötig sei. Ich habe durch vier

Schemata (Textfig. W) versucht, die Vorgänge einfach als das Resultat von Zellteilungen zu deuten. Ein Vergleich mit Textfig. V, wo die tatsächlichen Verhältnisse wiedergegeben sind, läßt die Übereinstimmung der Bilder und damit die Möglichkeit einer solchen Erklärung wohl erkennen.

Hinweisen möchte ich noch auf die Tatsache, daß die absolute Größe gleichwertiger Zellen von verschiedenen Embryonen gleichen Stadiums — z. B. beim Erscheinen der ersten Einstülpung — oft merkliche Unterschiede aufweist. Es bedingt ein solcher Vorgang zu seiner Auslösung nur das Vorhandensein einer bestimmten Differenz in der Entwicklung der verschiedenen Bezirke, die einmal etwas früher, einmal etwas später erreicht wird.

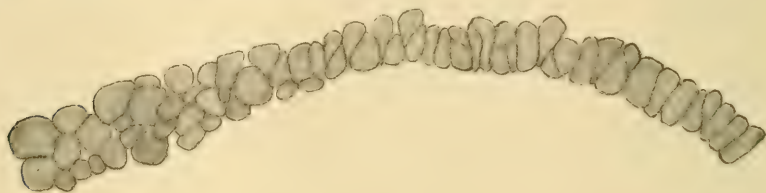


Fig. V.

Teil eines Medianschnittes, darstellend ein Stück der Mikromerendecke einer Gastrula etwa vom Stadium der Textfig. C<sup>1</sup>. 107:1.

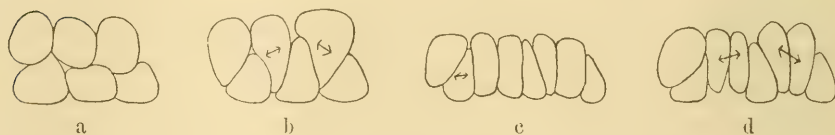
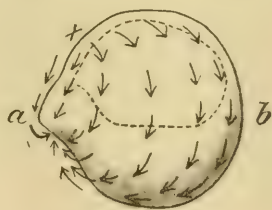


Fig. W.

a—d Schemata dazu.

Nach begonnener Einstülpung trat, wie erwähnt, eine andere Druckverteilung ein (Schema IV, S. 173). Nachdem einmal die Möglichkeit eines Ausweichens für die Macromeren gegeben war, breitete sich der durch die Ausdehnung der Micromerenhemisphäre verursachte Druck auf allen Seiten nach dem Äquator hin aus. An allen Stellen, ausgenommen an der Blastoporuslippe, konnte er dann die Macromeren vor sich herschieben, die nach dem Blastoporus hin ausweichen. Während bisher an dem Vorderende *b* des Embryos ein Ruhe- und Stützpunkt angenommen werden konnte, ist das jetzt nur noch mit einer gewissen Einschränkung gestattet. Denn nach begonnener Einstülpung ist es nur mehr möglich, von relativer Ver-

schiebung und Ruhe zu reden. Allerdings bleibt die Umgebung des Punktes *b* am längsten von Veränderungen unberührt, und *b* selbst behält zu dem benachbarten Bezirk seine Lage, indem die von oben kommende Bewegung über ihn hinaus auf die Macromeren übergeht und diese als Ganzes vor sich herschiebt. Natürlich findet dies nicht nur in der Medianebene, sondern auch an den Seiten bis zum Blastoporus hin statt, so daß von allen diesen Stellen des Äquators die Macromeren dem Blastoporus zugeschoben werden. — Am geringsten ist diese Verschiebung an der Blastoporuslippe selbst, wo sie freilich ganz anders wirkt, indem durch eine stärkere Bewegung nur ein Herumrücken von Micromeren um den Blastoporusrand stattfinden könnte, wie in Schema IV der starke Pfeil andeutet. Wenn

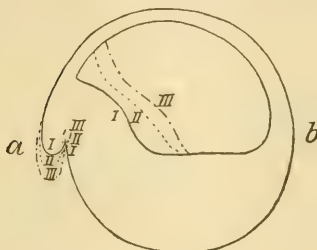


Schema IV.

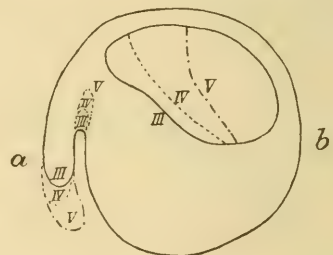
dem wirklich so wäre und damit die Urdarmbildung hauptsächlich von diesem Punkte aus gefördert würde, so müßte die Urdarmdecke in ihrer ganzen Ausdehnung von Micromeren gebildet sein, was doch tatsächlich nicht der Fall ist. Nehmen wir aber an, daß kein eigentliches Herumrücken von Micromeren in die Urdarmdecke stattfindet, sondern die Blastoporuslippe einfach verlängert wird, so könnte es dabei niemals zu einer Reduktion der Keimhöhle kommen. — Aber auch selbst unter Annahme noch anderer Einwirkungen ist der Anteil, den das Wachstum der Blastoporuslippe an der Urdarmbildung hat, ein ziemlich geringer und tritt am Anfang der Gastrulation fast ganz zurück.

Wenn wir annehmen wollten, daß die Blastoporuslippe durch Wachstum in der Mediane sich beträchtlich verlängert, so könnte dadurch — von andern Gegengründen (s. u.) abgesehen — nur ein flach-taschenförmiger Urdarm und ein spaltartiger Blastoporus entstehen, was beides nicht zutrifft. Will man dagegen die über dem Urdarmlumen gelegene Partie des Embryos, die spätere Rückengegend, durch „Konkreszenz“ entstehen lassen, so würde das auch einem Wachstum der Blastoporuslippe — sogar über die ganze

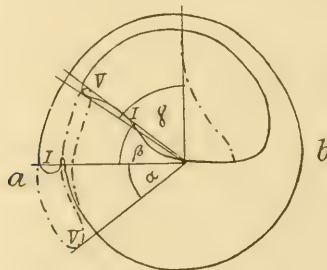
Macromerenmasse hin — gleichkommen. Abgesehen davon, daß für eine derartige Auffassung jede aus anatomischen Befunden etwa hervorgehende Stütze fehlt, wird deren Unmöglichkeit auch aus den als Schema V—VII gegebenen Umrißzeichnungen klar. Diese stellen die mit dem Zeichenapparat entworfenen, etwas schematisierten Medianschnittbilder von 5 Gastrulationsstadien dar. Diese wurden so aufeinander projiziert, daß die dem Punkt *b* (IV) entsprechenden Stellen allemal aufeinander fielen und besonders darauf geachtet, daß dort die Konturen der Keimhöhle sich allemal genau deckten. In V sind die ersten 3 Stadien kombiniert, in VI kommen die beiden



Schema V.



Schema VI.



Schema VII.

andern hinzu, VII entstand durch Kombination des 1. und letzten Stadiums. Der Punkt *b* wurde deshalb gewählt, weil gerade in seiner Umgebung relativ lange Unveränderlichkeit herrscht. Sobald allerdings auch hier Störungen auftreten, sind die Vergleiche nicht mehr zulässig. Diese Bilder lassen erkennen, daß das Wachstum der Blastoporuslippe anfangs ein sehr geringes ist, später etwas beträchtlicher wird, keinenfalls aber der gleichzeitigen Verlängerung des Urdarmes gleichkommt. In VII bezeichnet  $\nearrow \alpha$  das tatsächliche Wachstum der Blastoporuslippe,  $\nearrow \beta$  die eigne Verlängerung des Urdarmes, so daß also  $\alpha + \beta$  das scheinbare Wachstum der Blastoporuslippe darstellt.



poruslippe darstellen.  $\nearrow \gamma$  ist die gleichzeitige Hebung des Keimhöhlenbodens.

Es ist mithin auch dargetan, daß die künftige Rückengegend nicht neu entsteht, am allerwenigsten durch Konkreszenz. Ferner geht hervor, daß die Gastrulation nur zu einem kleinen Teile durch Auswachsen und Überwachsen der Blastoporuslippe bewirkt wird, sondern im wesentlichen durch eine echte Einstülpung genau wie bei *Amphioxus*. Am Schluß der Gastrulation werden wir allerdings einen Vorgang beobachten, der nicht mehr im strengen Sinne als Einstülpung bezeichnet werden kann, der aber mit der dorsalen Blastoporuslippe gar nichts zu schaffen hat. Ein prinzipieller Unterschied besteht zwischen den scheinbar so verschiedenen Gastrulationsmodis von *Amphioxus* und *Petromyzon* gar nicht. Ursache und Wirkung sind genau dieselben: Ursache die zeitlichen Verschiebungen in der Differenzierung der einzelnen Zellen resp. Zellengruppen, Wirkung die Einstülpung der weniger differenzierten in den sich im epithelialen Zusammenhang ausdehnenden Komplex der mehr differenzierten Zellen. Der Unterschied besteht nur darin, daß bei *Amphioxus* die zeitlichen Verschiebungen viel geringere sind, weil von Anfang an die Größenunterschiede der ersten Blastomeren nicht so beträchtlich sind. Aber bereits auf dem Blastulastadium ist die Differenz deutlich geworden, und schon ganz junge Gastrulae zeigen bilaterale Symmetrie, wie die Figuren von HATSCHKE, CERFONTAINE u. a. sehr gut erkennen lassen. Diese tritt bei *Petromyzon* infolge der viel größern Differenzen viel deutlicher und früher in Erscheinung, aber der Unterschied ist doch nur ein quantitativer. Sobald bei einer Entwicklung mehr geleistet werden soll als einfache Volumenvergrößerung, sobald eine morphologische Sonderung hervorgebracht werden soll, müssen solche Unterschiede vorhanden sein und solche zeitlichen Verschiebungen auftreten, wie ich sie eben schilderte. Eine auch in diesem Sinne absolut äquale Furchung kann es nicht geben. Denn auch in Fällen, wo äußerlich eine solche vorzuliegen scheint, kann doch sehr wohl eine innere Differenz vorhanden sein. Diese tritt, bald früher, bald später, auch äußerlich zutage.

Die allmähliche, mit der fortschreitenden Gastrulation verbundene Verkleinerung der Keimhöhle begann, wie wir sahen, damit, daß ihr Boden am hintern Ende sich hob. Zuerst betrifft diese Erhebung nur einen ziemlich kleinen Bezirk, erstreckt sich aber bald auf die ganze hintere Hälfte des Keimhöhlenbodens. Dieser behält

dabei seinen mehr oder minder epithelialen Zusammenhang an der dem Blastocöl zugewandten Fläche und bleibt an seinem Rande in Föhlung mit der Blastocöldecke (Textfig. X, Y, Z). Auf Medianschnitten bildet daher der Kontur des Bodens in einem stumpfen Winkel einen ziemlich scharfen Knick, der allemal die Stelle angibt, bis zu der er von der Hebung betroffen wurde (Textfig. X—B<sup>1</sup>). Dieser Umstand berechtigte uns auch, bei Herstellung der besprochenen Projektionen auf S. 174 das andere Ende des Blastocöl-



Fig. X.

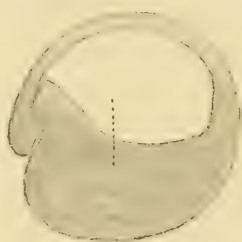


Fig. Y.

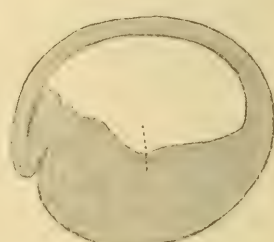
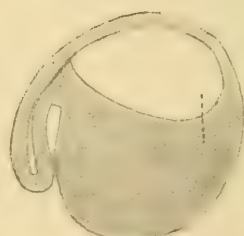


Fig. Z.

Fig. A<sup>1</sup>.Fig. B<sup>1</sup>.Fig. X—B<sup>1</sup>.

Medianschnitte durch 5 aufeinander folgende Gastrulationsstadien. 30:1.

Die punktierte senkrechte Linie zeigt die Grenze des gehobenen Bezirks der Keimhöhle an. (Die „Grenzrinne“ ist infolge der Konservierung undeutlich geworden.)

bodens als unveränderliche Grundlage festzuhalten. Im Verlauf der Gastrulation werden immer weitere Bezirke des Bodens mit in die Bewegung hineingezogen, so daß schließlich auch die Umgebung des Punktes *b* von den Störungen betroffen wird. Indessen ist aber auch der epitheliale Zusammenhang des Keimhöhlenbodens verloren gegangen. Dieser muß gestört werden, weil die Keimhöhle nach oben zu enger wird, der Boden dagegen deren breitestem basalen

Teile entspricht. Hebt dieser sich, so ist er mit zunehmender Enge einem zunehmenden Drucke von allen Seiten ausgesetzt, der zuerst Aufwölbungen an ihm verursacht. (Textfig. A<sup>1</sup> zeigt diese auffallend früh, während bei Textfig. B<sup>1</sup> noch nichts von einer Störung zu sehen ist.) Dann aber werden dadurch die Macromeren aus dem Verbande gedrängt und erfüllen schließlich ganz unregelmäßig den Keimhöhlenrest (Textfig. E<sup>1</sup>). Aus dem Verhältnis der gehobenen Masse und des dadurch zu erfüllenden Raumes verstehen wir auch, warum die nach oben rückende Grenze des Keimhöhlenbodens einen größern Bogen beschreibt (Schema VII,  $\gamma$ ), als das absolute Wachstum des Urdarmes beträgt ( $\beta$ ).

Die eingestülpten Macromeren sind nach vollendeter Gastrulation im Innern überhaupt locker gefügt. Ein festerer Zusammenschluß ist nach außen hin zu bemerken, ferner an den um den Urdarm gelegenen Macromeren. Die rasch verkleinerten (s. o.) Elemente der dorsalen Urdarmwand beginnen sich auch in einer Schicht anzuordnen, und beim Auftreten der Neuralanlage liegt zwischen Darm-lumen und äußerer Körperschicht nur eine Zellschicht, die dorsale Urdarmwand. Die diese ursprünglich bildenden Macromeren sind eben mit entsprechender Verspätung auf dem Differenzierungsstadium der Micromeren angelangt, auf dem diese — viel früher — in der Keimhöhlendecke sich einschichtig anordneten. Gleichzeitig haben sie den Vorsprung der Micromeren insofern eingeholt, als mit diesen, nachdem sie ein gewisses Maß von Kleinheit erlangt und sich in einer Schicht angeordnet haben, keine beträchtlichen Veränderungen mehr vorgegangen sind. Natürlich bleibt stets ein Unterschied bestehen, und die Ausbreitung der Micromerenschicht ist, wie wir sehen werden, noch lange nicht beendet.

Die an den Micromeren beobachtete Veränderung geht zunächst vor sich an den zunächst liegenden Macromeren. Das sind aber am Blastoporusende des Embryos diejenigen, die den hintern <sup>1)</sup> Teil der Urdarmdecke bilden und ursprünglich der „Übergangszone“ angehörten. Dieser letztere Umstand ist die eine Ursache, weshalb gerade diese Macromeren früher zur Differenzierung kommen. Ein weiterer Grund liegt darin, daß ihre Anordnung in freier, an das Urdarmlumen grenzender Oberfläche und ihre Lagerung in ziemlich

---

1) „Hinten“ und „Vorn“ ist immer auf den ganzen Embryo zu beziehen!

dünnere Schicht an der Urdarmdecke eine derartige Differenzierung offenbar begünstigt (Textfig. F<sup>1</sup>, S. 180).

Bei vollendeter Gastrulation sehen wir auch die ganze Ventralseite bis zum Blastoporus hin von einer kleinelementigen Epithelschicht überzogen. Die Frage ist nun, wie diese entsteht. Man könnte zunächst glauben, daß der Punkt *b* (Schema VII), wo die Micromerendecke in den dicken Keimhöhlenboden überging, infolge der Ausdehnung der Decke allmählich bis an den Blastoporus herumerückt sei und so dieses Epithel direkt aus den ursprünglichen Micromeren entstände. Dagegen spricht der Umstand, daß das Epithel noch nicht gebildet ist oder doch noch nicht fertig ist zu einer Zeit, wo der Urdarm schon beinahe seine definitive Länge hat und von der Keimhöhle kaum noch etwas zu sehen ist. Da also der Urdarm nachher keine nennenswerte Verlängerung mehr erfährt, so kann auch kein einfaches Herumrücken des Punktes *b* erfolgen, da dies ja einem Fortgang der Einstülpung gleichkommen würde. Das ist aber schon deshalb unmöglich, weil im Innern gar kein Raum mehr ist für beträchtlichere eingestülpte Massen. In beschränktem Umfange findet allerdings eine Annäherung von *b* an den Blastoporus statt, schon aus dem Grunde, weil sich die dorsale Blastoporuslippe noch verlängert.

Auch die eigentliche Einstülpung schreitet noch etwas fort. Jedoch ist diese Verlängerung des Urdarmes zum Teil auf Rechnung der erwähnten Tatsache zu setzen, daß seine Decke einschichtig wird. Der Beginn dieses Prozesses schwankt individuell, doch ist die Einschichtigkeit stets erreicht, sobald die Neuralanlage entsteht (s. o.). Immerhin kann es sich bei alledem nur um geringe Verschiebungen handeln.

In der Hauptsache verdankt jenes Epithel einem andern Vorgange seine Entstehung. Textfig. D<sup>1</sup> (S. 180) zeigt einen etwas seitlichen Sagittalschnitt durch eine fast fertige Gastrula, in dessen Bild aus einem Medianausschnitt derselben Serie der Urdarm punktiert eingetragen wurde. Man kann den Keimhöhlenrest *k* sehr gut erkennen. Distalwärts und etwas unterhalb davon sieht man einen nach unten ziehenden Spalt auftreten (*s*). Dieser sondert von der innern Masse eine äußere Schicht ab, die nach unten zu rasch an Dicke zunimmt und ohne scharfe Grenze an die übrigen Macromeren anschließt, während sie nach oben ebenso allmählich in die dünne Micromerenschicht übergeht. Was sich nun abspielt, haben wir aufzufassen als fortschreitende Differenzierung der Zellen der „Über-



gangszone“ und der anschließenden Macromeren, verbunden mit einem Überwachungsprozeß. Derselbe Differenzierungsvorgang, der, von einem bestimmten Punkte ausgehend, zuerst an den Micromeren der Decke sich zeigte, allmählich um sich greifend, und dann die Macromeren resp. Übergangszellen der Urdarmdecke betraf, macht sich jetzt auch hier bemerkbar: Die Zellen werden kleiner, der Zellverband dehnt sich infolgedessen durch die häufigern Teilungen aus und strebt nach einschichtiger Anordnung. Bisher hatten wir ja gerade an dieser Stelle relative Ruhe beobachtet. Das kommt in erster Linie daher, daß der Punkt *b* von allen Punkten der äquatorialen Zone, die nach den Micromeren zuerst für die weitere Differenzierung in Betracht kommen, vom Differenzierungszentrum am weitesten entfernt ist.

Fig. C<sup>1</sup>.

Medianschnitt durch halbfertige Gastrula. Aufstauung am Vorderende. 71:1.

Es kommt vor, daß auch an dieser Stelle, genau wie am andern Ende vor Entstehung des Blastoporus, ein Aufstauen von Zellen stattfindet, nur in beschränktem Maße und während einer kürzern Zeit (Textfig. C<sup>1</sup>). Denn hier wird der Sache dadurch ein Ende gemacht, daß, wie beschrieben, die äußere Schicht sich sondert und nun, sich ausbreitend, an der innern Masse vorbeigleitet und dabei nur die äußern, an ihrer untern Grenze mit ihr im Zusammenhang stehenden Macromeren vor sich herschiebt (Textfig. D<sup>1</sup>—F<sup>1</sup>). Diese Bewegung hat, da keine Einstülpung im Zusammenhang mehr statt-

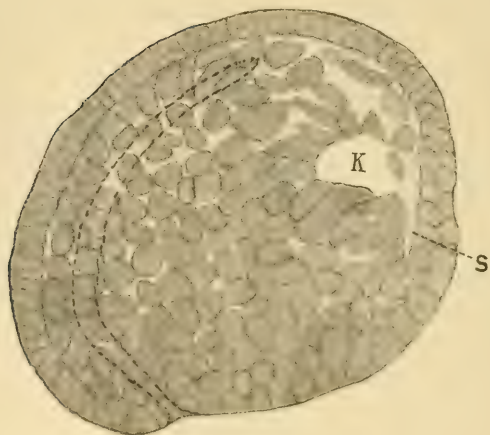


Fig. D¹.

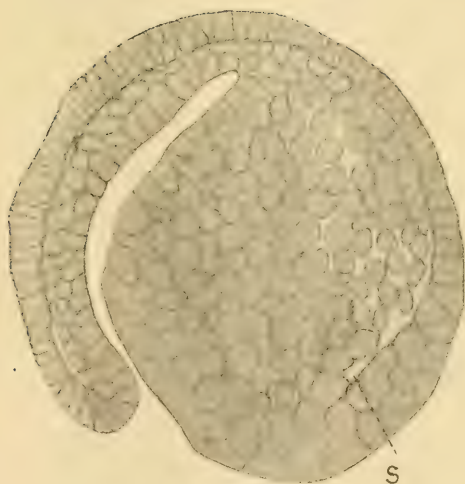


Fig. E¹.

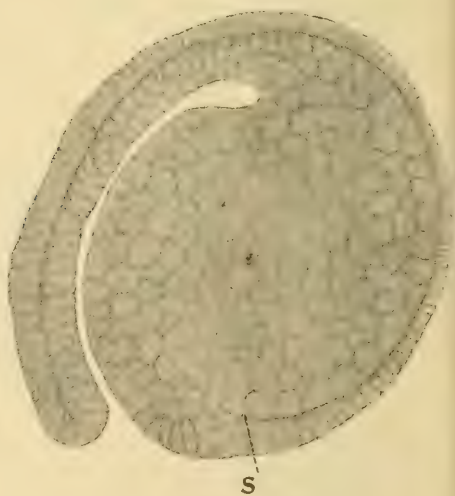


Fig. F¹.

Fig. D¹, E¹ u. F¹.

Sagittalschnitte, die Epithelbildung an der Ventralseite veranschaulichend. D¹ etwas seitlich, E¹ u. F² genau median. — Allmähliches Zusammenrücken der innern Macromeren. 71:1.

K Keimböhlennest. S Spalt.

finden kann (s. o.), zur Folge, daß die im Innern locker gehäuften Macromeren fester zusammengedrängt werden. Vermutlich geht dabei auch die Abspaltung selbst noch weiter.

Der in Textfig. C<sup>1</sup> wiedergegebene Ausnahmefall scheint mir der Beachtung wert. Wiewohl ich ein derartiges Objekt lebend nicht zu Gesicht bekam, scheint es doch wahrscheinlich, daß die Anstauung nicht an dem einen Ende isoliert lag, sondern als nicht ganz geschlossener Ring bis zur dorsalen Blastoporuslippe hin verlief. Es dürfte sich hier um eine Bildung handeln, wie sie bei Amphibien zur Entstehung einer ventralen Blastoporuslippe führt. Zu einer solchen kommt es nicht, wenn durch die sich ausdehnende Micromerenschicht entweder als Ganzes weitergeschoben, oder doch ihre äußere Partie abgesondert und vorwärts gedrängt wird, wie in unserm Falle. Ist dies jedoch nicht oder nur in beschränktem Maße der Fall, so kommt es zu einer Faltenbildung, und die ventrale Lippe ist da. Welche von beiden Möglichkeiten verwirklicht wird, darüber entscheiden verschiedene Umstände. Zunächst kommt es an auf die Größe der vorhandenen Macromerenmasse im Verhältnis zu dem Raum der Keimhöhle. Denn es ist klar, daß es zu einer Faltenbildung führen muß, sobald die Macromeren die Keimhöhle dicht erfüllen, ohne daß die Ausdehnung der Micromerendecke einen Abschluß darin gefunden hat, daß der ganze Embryo einen epithelialen Überzug von kleinen Zellen — gleichgültig welcher Herkunft — gefunden hat. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, daß die ventrale Blastoporuslippe, wie meistens bei den Amphibien, nicht schon viel früher entstehen kann. Denn von Bedeutung für die Frage ist auch die Art des Übergangs von Micromeren in Macromeren, besonders, ob in dieser Hinsicht die Differenz zwischen vorn und hinten größer oder kleiner ist. Je bedeutender sie ist, um so verschiedener verlaufen auch die Prozesse an den beiden entgegengesetzten Enden des Embryos.

Bezüglich der wirkenden Kräfte und Ursachen besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen vorn und hinten. Nur setzen hier die Veränderungen viel früher ein, weil die Stelle dem Differenzierungszentrum näher lag. Ferner waren die Wirkungen andere, weil die Kräfte unter andern Bedingungen wirkten. Denn anfangs konzentrierte sich der ganze Druck an jenem Ende (s. o.), und die Möglichkeit eines Ausweichens nach innen war gegeben. Diese ist mit vollendeter Reduktion der Keimhöhle aufgehoben. Es kann nur noch zu einem festern Zusammenschluß des bis dahin lockern Macromereninhaltes kommen. Dies wird ja auch durch das Vorrücken der Epithelgrenze nach dem Blastoporus hin bewirkt, steht aber mit der Urdarmbildung selbst in keinem Zusammenhang.

Es wurde bei Besprechung der Blastoporusbildung darauf hingewiesen, wie beim Verlagern der Erhebung nach innen die Micromerenschicht von ihm abgeleitet und es bisweilen zur Bildung eines Spaltes kommt. Dieser hier als Nebenerscheinung und durchaus nicht regelmäßig auftretende Vorgang der Spaltbildung ist am andern Ende zu einer Hauptsache geworden. Wir sehen, daß scheinbar ganz verschiedene Prozesse sich doch auf dasselbe Schema zurückführen lassen. Ein Vorgang ist eben nie einfach, sondern zusammengesetzt, geradeso wie es keine einfachen Ursachen gibt. Er spielt sich in verschiedenen Modifikationen ab, indem entsprechend den wechselnden Bedingungen bald dieser, bald jener Faktor zurücktritt oder gefördert wird.

So haben wir im Grunde an beiden Enden des Embryos, nur zeitlich getrennt, dasselbe: Zellenströmung von oben, Ausbreitung der Zellen der Übergangszone und der benachbarten Macromeren und Differenzierung derselben zu kleinern, den Micromeren gleichen Elementen. Am Blastoporusende führt ersteres zur Aufstauung und ersten Einstülpung, letzteres trägt zum Wachstum des Urdarmes, Ausbildung seiner Decke und Verlängerung der Urdarmlippe bei; am andern Ende sind die Folgen: Abspaltung, Ausbreitung und Vorrücken der gebildeten epithelialen Außenschicht. Gelegentlich kommt ja auch hier eine Aufstauung vor.

Aus Gründen der Deutlichkeit habe ich hier immer nur die Vorgänge an den beiden entgegengesetzten Seiten des Embryos einander gegenübergestellt. Es versteht sich von selbst, daß an den dazwischen liegenden Stellen des Äquators sich alle Übergänge finden. Das Endresultat ist, daß die ganze Ventralseite bis zum Blastoporus hin von einer Epithelschicht überzogen ist, deren Elemente an Größe ungefähr den Micromeren gleichen, aber durch ihren reichern Dottergehalt ihre Herkunft von Übergangszellen und Macromeren verraten.

Mit Absicht habe ich bisher die Ausdrücke „Ecto- und Entoderm“ vermieden. Wir dürfen diese im vorliegenden Falle erst dann anwenden, wenn keinerlei Verschiebungen mehr stattfinden und bezüglich der beiden Körperschichten ein stabiler Zustand herrscht. Das ist aber erst dann der Fall, wenn die Macromeren im Innern ganz fest zusammengeschlossen sind, was bisweilen erst kurz vor Auftreten der Neuralanlage erreicht ist. Ferner muß die Differenzierung an der Ventralseite vollständig geworden sein. Erst dann besteht der Embryo überall aus 2 deutlich getrennten Schichten, die wir als



Ectoderm und Entoderm bezeichnen dürfen. Wie aus dem Vorstehenden wohl klar geworden sein dürfte, ist es nicht angängig, aus der Art, wie die Elemente in der Blastula differenziert sind, Schlüsse zu ziehen auf irgend eine Bestimmung derselben zu ecto- oder entodermalen Zellen. Wir sahen, daß ein Teil der Urdarmdecke, also Entoderm, sehr wahrscheinlich hervorgeht aus eingestülpten Micromeren. Andererseits entsteht das Ectoderm der Ventralseite zu einem großen Teile aus Macromeren. Natürlich können Abkömmlinge einer Zelle, die im oberen Pol der Blastula liegt, niemals späterhin entodermal werden. Aber über das Schicksal der Zellen in den Grenzgebieten entscheidet nur die Frage, wo sie nach vollendeter Gastrulation und Herstellung des stabilen Zustandes liegen.

Es zeigt sich, daß der Embryo an Höhe beträchtlich abgenommen hat, wie ja im Hinblick auf die Reduktion der Keimhöhle nicht anders zu erwarten war. Es ist jedoch zu beachten, daß auch seine Längsachse eine Drehung in der Medianebene erlitten hat, gleich dem Winkel, der das absolute Wachstum der Blastoporuslippe etwa bezeichnet. Der länglich eiförmige Kontur wird nur durch die etwas vorstehende Blastoporuslippe unterbrochen (Fig. 60, 61). Der Blastoporus selbst ist halbkreisförmig, nach unten flach verlaufend, und kleiner geworden. Der Urdarm durchzieht den Embryo der Länge nach an der Dorsalseite und hat, wie bisher, annähernd kreisförmigen Querschnitt.

---

In seiner 1907 erschienenen Arbeit (siehe Einleitung) schildert HATTA die Gastrulation von *Petromyzon* — die Species ist nicht angegeben — und macht auch den Versuch, dieselbe mechanisch zu erklären. Er stimmt, was Beschreibung anlangt, in vielen Punkten mit mir überein. Mehrere nicht unwichtige Einzelheiten sind ihm aber offenbar entgangen, z. B. die beiden getrennt auftretenden Buckel. — Nach ihm wird der Gastrulationsprozeß eingeleitet durch das — offenbar selbständige — Auftreten einer queren Rinne an der Grenze zwischen durchscheinender und opaker Hemisphäre, d. h. am Äquator des Embryos, und zwar über der Gegend, wo der Blastoporus entstehen soll. Diese Stelle soll der Dorsalgegend des künftigen Tieres entsprechen. Zwischen dieser Rinne und dem Ort der Blastoporusbildung entsteht die „conical eminence“, der auch

von mir beobachtete Buckel, und zwar durch die eigne Aktivität der sich dort lokal vermehrenden Macromeren. Überhaupt spielt in HATTA'S Erörterungen die „own activity“ der Macromeren eine große Rolle, und es wird dadurch so ziemlich alles bewirkt, ohne daß man irgendwo eine präzise Definition findet, was eigentlich damit gemeint ist. Es heißt da: die Macromerenmasse stülpt sich durch eigne Aktivität ein, plattet sich ab, wölbt sich vor usf. Damit ist jedoch gar nichts gesagt, es sei denn, daß man den Macromeren aktive Eigenbewegung zuschreiben will. Doch scheint dies der Verfasser selbst nicht andeuten zu wollen.

So sollen auch die Macromeren aus sich selbst die kegelförmige Erhebung hervorbringen, nachdem vorher schon die Rinne vorhanden war. Kurz darauf sagt freilich HATTA, daß letztere passiver Entstehungsart und ein Produkt desselben Prozesses sei, der die „conical eminence“ hervorbringt. Dabei soll dann noch die obere, hohle Hälfte des Embryos ausgedehnt werden, was ja auch richtig ist. Aber als Ursache wird der Druck ihres flüssigen Inhalts angegeben, eine Hypothese, die ihre Existenzberechtigung nicht einmal durch eine gewisse Wahrscheinlichkeit dartun kann. Die Blastoporusbildung und fortschreitende Gastrulation findet allein statt durch die Aktivität der opaken Hemisphäre, die „in ihren breitesten proximalen Teil einsinkt“. Ich habe gezeigt, wie die „Grenzrinne“, ihrer Ursache gemäß, sich nach und nach dem obern Pol nähert. HATTA, der dies auch beobachtete, bezeichnet den Vorgang als „Kleinerwerden des animalen Teils“, eine unkorrekte, zum mindesten mißverständliche Ausdrucksweise. Denn nicht der animale Teil, also die Keimhöhlendecke des Blastulastadiums, wird durch die Rinne begrenzt, sondern nur die Keimhöhle selbst. Im Gegenteil, der „animale“ Teil wird durch Ausdehnung in der Fläche immer größer, wenn auch die Keimhöhle beständig abnimmt und die Bezeichnung „Keimhöhlendecke“ längst keine allgemeine Berechtigung mehr dafür hat.

Es ist eben die Grenzrinne keine selbständige Erscheinung von besonderer Bedeutung, sondern eine ganz äußerliche, sekundäre, in Form und Lage von den jeweiligen Abänderungen ihrer Ursachen abhängige Bildung. — Außerdem widerspricht sich der Verfasser auch hier wieder, indem er von einem Herabrücken der animalen Keimschicht redet. Dadurch soll die Reduktion der Keimhöhle bewirkt werden, mit der „die opake Hemisphäre gar nichts zu tun hat“. Wenn letztere jedoch, wie beständig betont wird, durch ihre eigne

Aktivität die Einstülpung besorgt, so ist sie auch die indirekte Ursache des Keimhöhlenschwundes, der stattfinden muß allein infolge der fortschreitenden Invagination. — Späterhin soll das Verschwinden des opaken Feldes von der äußern Oberfläche mit bewirkt werden durch Auswachsen der Blastoporuslippe, was ja auch richtig ist. Über die Vorgänge an der Ventralseite ist nichts mitgeteilt. — Aus der Häufigkeit der Mitosen in der Micromerenschicht schließt HATTA ganz richtig auf ein starkes Flächenwachstum derselben. Er zieht jedoch daraus nicht die meiner Meinung nach sich notwendigerweise ergebenden Folgerungen bezüglich der dadurch bewirkten Verschiebungen. — Eine ganz merkwürdige Erklärung bringt der Verfasser für die Auflösung des Zusammenhangs der Macromeren im Innern auf fortgeschrittenen Gastrulationsstadien: Der flüssige Inhalt der Keimhöhle, der durch seinen im Laufe der Gastrulation noch gesteigerten Druck überhaupt nur den festen Zusammenschluß der Macromeren bewirkte (!), wurde bei fortschreitender Verdrängung der Keimhöhle schließlich gezwungen zu entweichen, vermutlich durch die Micromerenwand hindurch. Damit fiel der Druck und so die Ursache des festen Verbandes weg. — Zunächst wissen wir über den Inhalt der Keimhöhle gar nichts, außer daß er jedenfalls nicht aus reinem Wasser besteht, sondern aus einer schwach färbaren Flüssigkeit. Da das Entweichen durch die Micromerendecke nur auf osmotischem Wege stattfinden kann, so besteht gar kein Grund, warum nicht auch ein vorher vorhandener Überdruck im Innern sich auf diese Weise ausgleichen sollte. Vermutlich ist auch der wässrige Bestandteil des Keimhöhleninhalts zum Teil durch Osmose hineingekommen. Indem sich nämlich die Keimhöhle von ihrem ersten Auftreten bis zur Fertigstellung der Blastula beständig vergrößerte, diffundierte bei jeder eine Vergrößerung bewirkenden Zellteilung die entsprechende Menge Wasser hinein. Die färbbaren Bestandteile sind vermutlich Excretionen der die Keimhöhle einschließenden Zellen. Wenn wir also mit HATTA die Micromerenwand für einen geringern Druck als osmotisch impermeabel ansehen wollten, so könnte das höchstens zu einem Unterdruck in der Keimhöhle führen.

Wie ersichtlich, weicht meine Auffassung von der HATTA's besonders hinsichtlich der bewirkenden Ursachen ab. Nicht die Macromeren sind es, welche die embryonalen Veränderungen hervorbringen, sondern die Micromeren, nicht aber durch eine „eigene Aktivität“, sondern lediglich als Produkt der Ausdehnung der Micromerendecke

und der daraus sich ergebenden Druckwirkungen. In letzter Instanz gehen diese Wirkungen allerdings auf Kräfte zurück, die ihren Sitz in der einzelnen Zelle haben und bei der Zellteilung sichtbar wirkend in Erscheinung treten. Dies ist die einzige „eigene Aktivität“, die man den Embryonalzellen zuschreiben kann, sie kommt aber in höherm Maße gerade den Micromeren und nicht den Macromeren zu. Was aber die Veränderungen des ganzen Embryos hervorruft, ist — schon von sehr jungen Stadien ab — die Resultierende vieler solcher Teilkräfte, die in den einzelnen Bezirken des Embryos nach Größe und Richtung verschieden ist. Auf dieselbe Ursache geht also auch — freilich indirekt — die Auflösung des festen Zusammenschlusses zurück, welche die Macromeren bei fortgeschrittener Einstülpung am Keimhöhlenboden erleiden. Nicht aber ist dieser Vorgang mit Hilfe einer etwas gezwungenen Hypothese auf Rechnung eines Faktors zu setzen, von dem in der ganzen übrigen Entwicklung auch nicht die Spur einer Wirkung zu erkennen ist. Denn das muß stets betont werden: Eine Ursache, die zu einer gewissen Zeit eine sichtbare Veränderung hervorbringt, muß auch schon vorher gewirkt haben, wenngleich unter andern Bedingungen und daher mit andern sichtbaren, vielleicht aber auch nicht erkennbaren Folgen.

---

Zum Schlusse möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. GOETTE herzlichsten Dank abstatten für die Unterstützung und mannigfachen Anregungen, die er meiner Arbeit zuteil werden ließ, und das freundliche Interesse, das er derselben stets entgegengebracht hat.

Straßburg, d. 10. Mai 1909.

---



### Literaturverzeichnis.

- BALFOUR, F. M., Handbuch der vergl. Embryologie, Vol. 2, 1881.
- BOEHM, A. A., Über Reifung und Befruchtung des Eies von *Petromyzon Planeri*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 32, 1888.
- BRACHET, A., Gastrulation et formation de l'embryon chez les Chordés, in: Anat. Anz., Vol. 27, 1905.
- CALBERLA, E., Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten, in: Morphol. Jahrb., Vol. 3, 1877.
- CLASSEN, J., Die Anwendung der Mechanik auf Vorgänge des Lebens, in: Jahrb. Hamburg. wiss. Anst., Vol. 18, 1901.
- EYCLESHYMER, A. C., The early development of *Amblystoma* with observations on some other Vertebrates, in: Journ. Morphol., Vol. 10, 1895.
- GOETTE, A., Der Keim des Forelleneis, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 9, 1873.
- , Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. Heft 5. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges, Hamburg und Leipzig, 1890.
- , Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Beschreibender und vergleichender Teil, Hamburg und Leipzig, 1882 und 1884.
- , Die Entwicklungsgeschichte der Uruke, Hamburg und Leipzig, 1875.
- HAMANN, O., Über die Entstehung der Keimblätter, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 7, 1890.
- HATSCHEK, B., Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 4, 1881.
- HATTA, S., On the formation of the germinal layers in *Petromyzon*, in: Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, Vol. 5, 1892.
- , On the gastrulation of *Petromyzon*, *ibid.*, Vol. 21, 1907.
- Zool. Jahrb. XXIX. Abt. f. Anat.

- HERFORT, K. V., Der Reifungsprozess im Ei von *Petromyzon fluviatilis*, in: Anat. Anz., Vol. 8, 1893.
- , Die Reifung und Befruchtung des Eies von *Petromyzon fluviatilis*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 57, 1901.
- HERTWIG, O., Handbuch der Entwicklungslehre.
- HUBRECHT, A. A. W., Die Gastrulation der Wirbeltiere, in: Anat. Anz., Vol. 26, 1905.
- ISHIKAWA, CH., Über den Riesensalamander Japans, in: Mitt. deutsch. Ges. Natur- Völkerk. Ostasien, Vol. 11, Teil 2.
- KEIBEL, F., Die Gastrulation und Keimblattbildung der Wirbeltiere, in: Ergebn. Anat. Entw.-Gesch., Vol. 10, 1900.
- V. KUPFFER, C., Die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 35, 1890.
- MCCLURE, F. W., Notes on the early stages of segmentation in *Petromyzon marinus*, in: Zool. Anz., Jg. 16, 1893.
- NESTLER, K., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon Planeri*, in: Arch. Naturg., Jg. 46, 1890.
- NUËL, P.-J., Recherches sur le développement du *Petromyzon Planeri*, in: Arch. Biol., Vol. 2, 1881.
- OWSJANNIKOW, PH., Histoire de la génération du *Petromyzon fluviatilis*, in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Vol. 14, 1870.
- , Sur l'embryologie du *Petromyzon fluviatilis*, ibid., Vol. 33, 1890.
- RHUMBLER, L., Zur Mechanik der Gastrulation, insbesondere der Invagination, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 14, 1902.
- ROUX, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungs-Mechanik der Organismen, Leipzig 1895.
- SCHULTZE, M. S., Die Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon Planeri*, Haarlem 1856.
- SCHULTZE, O., Über Axenbestimmung des Froschembryos, in: Biol. Ctrbl., Vol. 7, 1887.
- SCOTT, W. B., Vorläufige Mitteilung über die Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten, in: Zool. Anz., Jg. 3, 1880.
- , Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten, in: Morphol. Jahrb., Vol. 7, 1882.
- , The embryology of *Petromyzon*, in: Journ. Morphol., Vol. 1, 1887.
- SEEMANN, J., Über die Entwicklung des Blastoporus bei *Alytes obstetricans*, in: Anat. Hefte, Vol. 33, 1907.
- SHIPLEY, A. E., On some points in the development of *Petromyzon fluviatilis*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 27, 1887.
-

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 11.

Fig. 1. Eben befruchtetes, ungeteiltes Ei von *Petromyzon fluviatilis* in der Eihaut. Letztere ist in den folgenden Figuren fortgelassen.

Fig. 2—5. 4 Stadien der Ausbildung der 1. Furche. Fig. 5 etwa 20 Stunden nach der Besamung.

Fig. 6. Auftreten der 2. Furche an beiden Blastomeren zugleich.

Fig. 7. Dasselbe, von oben.

Fig. 8. Die 2. Furche ist bei einem Blastomer schon als Spalt erkennbar, am andern nur als Rinne angedeutet, von oben.

Fig. 9. Dasselbe, etwas später, schräg von oben.

Fig. 10. 2. Furche an einem Blastomer schon weit entwickelt, am andern noch nicht zu sehen. Die 1. Furche ist noch nicht vollendet. Schräg von der Seite.

Fig. 11. Dasselbe, von oben. 22—23 Std. alt.

Fig. 12. 4-Blastomeren-Stadium mit Brechungsfurche, von oben. 24 Std.

Fig. 13. Auftreten der 3. Furche genau äquatorial, an 2 benachbarten Blastomeren. 25 Std.

Fig. 14, 15. 2 aufeinander folgende Stadien eines häufigen Modus der 3. Teilung, von oben.

Fig. 16. 8-Zellenstadium. Die 4 Micromeren — ausnahmsweise — annähernd radiär-symmetrisch polar gelagert, schräg von oben.

Fig. 17—19. Gewöhnliche Anordnung der 8 Blastomeren. Fig. 17 von oben, Fig. 18 u. 19 von der Seite. In Fig. 19 ist das 2. Micromerenpaar noch nicht vollständig abgeschnürt.

Fig. 16—19 27—30 Std.

Fig. 20. 12-Zellenstadium. Die Micromeren haben sich geteilt, von oben. 31 Std.

Fig. 21—23. Verschiebungen der Micromeren, von oben. In Fig. 22, 23 sind die Macromeren zum Teil schon in Teilung. 32 Std.

Fig. 24. Stadium Fig. 22 von unten. 2 Macromeren in Teilung. Brechungsfurche.

Fig. 25. Dasselbe, etwas weiter fortgeschritten.

Fig. 26. Embryo, bei dem zuerst  $ma_1$  und  $ma_2$  sich teilen.  $ma_1$  ist in der Teilung weiter fortgeschritten. Schräg von oben. 32 Std.

Fig. 27—29. 3 Blastulastadien, von der Seite. Fig. 29 etwa 3 Tage alt.

Fig. 30. Vertikalschnitt durch ein ungeteiltes Ei, kurz vor der 1. Teilung. 43:1.

Fig. 31—34. Vertikalschnitte, zeigen das Abrücken des klaren Plasmas und des Kernes von der Peripherie. 71:1.

Sämtliche Oberflächenbilder nach dem Leben, die Schnittbilder mit dem Zeichenapparat hergestellt.

#### Tafel 12.

Fig. 35. Blastula, etwa 5 Tage alt, mit äquatorialem Ringwulst, von der Seite.

Fig. 36. Eine gleiche, etwas älter, mit der „Leiste“, von oben.

Fig. 37. Erste Anlage der „Buckel“, von oben.

Fig. 38—40. 3 Stadien der Buckelbildung. Zeigt das Zusammenrücken der Buckel, von hinten.

Fig. 41, 42. Dasselbe, von oben und von der Seite.

Fig. 43, 44, 46. Verschmelzen der Buckel, von hinten, von unten und von der Seite.

Fig. 45. Stadium Fig. 43 in seitlicher Ansicht.

Fig. 47, 48. Die Buckel sind zu einer unpaaren Erhebung verschmolzen, von oben und von unten.

Fig. 49. Stadium der Fig. 37, von hinten.

Fig. 50—54. Veränderungen des Blastoporus in 5 Stadien, von hinten, die 2 letzten etwas von unten gesehen.

Fig. 55—59. Die zugehörigen seitlichen Ansichten, das Emporrücken der „Rinne“ zeigend.

Fig. 60, 61. Fertige Gastrula von der Seite und von unten.

Fig. 62. Eine gleiche kurz vor Auftreten der Neuralanlage, von unten.

Nach dem Leben.



*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Untersuchungen über Bau und Funktion der Nesselzellen der Cnidarier.

Teil I.

Der feinere Bau der Nesselzellen sowie  
systematische Beiträge zur Kenntnis des Genus Hydra.

Von

**Otto Toppe.**

Mit Tafel 13—16.

---

Wohl kein anderes Element des Cnidarierkörpers hat in ähnlicher Weise die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen wie die Nesselzellen, die jener ganzen Tierklasse ihren Namen verliehen haben. Die zahlreichen Arbeiten, die bald den Bau und die Entwicklung, bald den Mechanismus und die Wirkungsweise der so ungemein kleinen und doch so kompliziert gebauten Nematocysten zum Gegenstand haben, brachten nach mancher Richtung hin Aufklärung, konnten jedoch das Interesse um so weniger erschöpfen, als gerade in bezug auf die Ursachen und den Mechanismus des rätselhaften Explosionsvorganges selbst die neueste Literatur eine befriedigende Lösung des Problems nicht gebracht hat. Nachdem nun Herr Prof. WILL bei drei verschiedenen Hydroiden und einer Siphonophore den Beweis von der Existenz einer wohlausgebildeten Nesselkapsel-Muskulatur erbracht und letztere zur Erklärung des Explosionsvorganges im Sinne CHUN's herangezogen und darüber auch auf dem

Zoologenkongreß zu Rostock 1907 <sup>1)</sup> vorgetragen hat, folgte ich gern seiner Anregung, Verbreitung, Anordnung und Bau derartiger kontraktiler Strukturen auch bei andern Cölenteraten zu studieren. Läßt nun auch die histologische Untersuchung, die den ersten Teil der folgenden Arbeit ausmacht, an sich Schlüsse über den Mechanismus der Entladung zu, so hielt ich es doch für notwendig, auch über die bis jetzt noch ebensowenig aufgeklärte Wirkungsweise der Cniden Untersuchungen anzustellen und deren Ergebnisse durch Experimente zu stützen. Dementsprechend werde ich im zweiten Teil meiner Arbeit die Funktion der verschiedenen Nematocysten-Arten sowie ihre Wirkung auf die Beutetiere zu schildern haben.

Ich möchte auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. WILL für die Anregung zu dieser Arbeit, für die lebenswürdige Überlassung des Materials und die gütige Unterstützung während der Dauer der Untersuchungen meinen tiefgefühlten Dank aussprechen. Zugleich bin ich dem leider so früh verstorbenen Herrn Prof. Dr. O. SEELIGER für die rege Anteilnahme, die er meinen Studien stets entgegenbrachte, zu großem Dank verpflichtet.

### Methode der Untersuchung.

Wenn es auch bei der Untersuchung der Nesselkapseln von äußerster Wichtigkeit ist, neben konservierten Tieren lebendfrische Objekte zu verwerten, so stand mir doch nur von unsern einheimischen *Hydra*-Arten geeignetes lebendes Material zur Verfügung, welches denn auch nach jeder Richtung hin von mir ausgenutzt wurde.

Zur Untersuchung des lebenden Objekts benutzte ich die abgeschnittenen Hydrententakel, die bei Anwendung minimaler Wachsfüßchen selbst den Gebrauch von Apochromat-Immersionen gestatten. Sehr unterstützt wird die Lebenduntersuchung durch Zusatz von Methylenblaulösung, die ein vorzügliches Färbemittel für das Nesselsecret abgibt. Wenn auch schon während des so gehandhabten Verfahrens zahlreiche Cniden zu explodieren pflegen und sich zum Teil aus dem Tentakel herauslösen, so wird doch die gleichzeitige Entladung zahlreicher Nesselkapseln am besten in bekannter Weise durch Zusatz von stark verdünnter Essigsäure bewirkt. Leider ruft letztere alsbald in dem die Kapsel umgebenden Plasma störende

---

1) Der auf die Muskulatur bezügliche Teil dieses Vortrages erschien erst nach Fertigstellung meines Manuskripts unter dem Titel „Ueber das Vorkommen kontraktiler Elemente in den Nesselzellen der Coelenteraten“, Rostock 1909, H. WARKENTIEN.

Veränderungen hervor, die nur zu leicht zu einer falschen Auffassung von den Strukturverhältnissen am und im Cnidoblasten führen können.

Bei der Konservierung der *Hydra* folgte ich im wesentlichen den von Herrn Prof. WILL bei seinen Untersuchungen über die Nesselkapseln erprobten und mir empfohlenen Methoden: Wie WILL brachte ich zur Anfertigung von Macerationspräparaten die in Osmiumsäure oder noch besser in einem Gemisch von Osmiumsäure und Sublimat konservierten *Hydra* nach dem Auswaschen und der Nachbehandlung in rohem Holzeßig zur Maceration in die 1<sup>0</sup><sub>00</sub> Formollösung, welche auch als Untersuchungsflüssigkeit diente. Daneben wandte ich zur Anfertigung von Isolationspräparaten die auch von JIKELI (32) für den gleichen Zweck empfohlene MÜLLER'sche Flüssigkeit mit ganz gutem Erfolge an.

Während aber fast alle früheren Forscher sich allein auf das Studium von Macerationspräparaten verließen, versuchte ich vor allem durch entsprechend dünne Schnitte in die Histologie der Nematocyten einzudringen. Behufs Konservierung für Schnitte wurden die Hydren in ausgestrecktem Zustande in demselben Osmium-Sublimatgemisch bis zur leichten Bräunung fixiert und nach gründlicher Auswässerung zur Vermeidung jeder Schrumpfung ganz allmählich durch steigenden Alkohol (15—95<sup>0</sup><sub>100</sub>) hindurch geführt und in letztem bis zur Verwendung aufbewahrt; ebenso vorsichtig muß beim Einbetten in Paraffin verfahren werden; dann aber konnte ich nicht finden, daß durch die Einbettung die Zellstrukturen in erheblicher Weise verändert werden, wie SCHNEIDER (54) angibt. Als bestes Färbemittel für die 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub>—5  $\mu$  dicken Schnitte bewährte sich auch bei meinen Objekten die Hämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN.

Von andern Cölenteraten wurden noch untersucht: *Veella*, *Tubularia*, *Pennaria*, *Syncoryne*, *Physalia*, *Pelagia*, *Olindias*. Für alle diese war ich auf konserviertes Material angewiesen, das mir teils von Herrn Prof. WILL zur Verfügung gestellt, teils in liebenswürdiger Weise von Herrn Prof. VANHÖFFEN überlassen wurde, wofür ich auch diesem Herrn bestens danke.

### I. *Veella spirans*.

In den warzenförmigen Nesselwülsten der *Veella spirans* kommen 3 verschiedene Arten von Cniden nebeneinander vor.

Relativ selten ist die kleinste Nesselkapselform ver-

treten, ein zylindrisches Bläschen, in dessen Innern der Faden in regellosen longitudinalen Schlingen zusammengelegt ist (Fig. 1 k). Der verhältnismäßig einfache Bau dieser Cnide resultiert aus dem Fehlen des sogenannten Achsenkörpers, der Erweiterung des untern Fadenabschnitts.

Bei den beiden großen Kapselformen der *Velella* ist jedoch der Nesselschlauch in einen weiten kurzen Abschnitt, den Achsenkörper, und einen außerordentlich langen, dünnen, den eigentlichen Faden, gesondert, welch letzterer in der ruhenden Cnide in bekannter Weise spiralig um den Achsenkörper zusammengerollt wird.

BEDOT (3) glaubte auch bei *Velella* das konstatieren zu können, was vor ihm MÖBIUS (45) schon von dem Achsenkörper der Nematocysten anderer Cnidarier behauptet hatte, daß nämlich das Halsstück aus 3 ineinandergestülpten Röhren sich zusammensetze. Daß diese Auffassung vom Bau des Achsenkörpers nicht allein bezüglich der Nesselorgane von *Velella*, sondern auch der aller andern Cölenteraten eine unrichtige ist, wurde schon in überzeugender Weise von IWANZOFF (30) nachgewiesen; ich habe seinen Ausführungen nichts hinzuzufügen.

Die beiden großen Cnidenformen lassen sich schon bei oberflächlicher Betrachtung leicht an der Gestalt des äußern Bläschens erkennen. Dieses ist bei der einen Cnidocysten-Art länglich oval gestaltet (Fig. 6), bei der andern kugliger, so daß der optische Längsschnitt des letztern sich der Kreisform nähert (Fig. 1). Die beiden Figuren beweisen auch, daß der einen Cnidenform eine schmale Stilette zukommen, während bei der andern der Achsenkörper entsprechend des größern Umfanges der Kapsel auch breitere Stacheln in seinem Innern birgt. Im Bau des Nesselfadens und des Achsenkörpers scheinen sich die beiden Nematocystenformen der *Velella* nicht zu unterscheiden; es ist jedoch nicht undenkbar, daß der herausgestoßene Schlauch bei beiden Arten noch geringe morphologische Verschiedenheiten aufweisen kann. Ich möchte bezüglich dieser ja auch vollkommen nebensächlichen Frage keine bestimmten Angaben machen, weil ich an meinem Material nur äußerst selten entladene Cniden auffinden konnte. Sicher ist, daß der Cnidoblast der in Rede stehenden Nesselkapselarten, je nach der Cnidenform, einige Besonderheiten aufweist, auf die ich weiter unten zurückkommen werde.

Die runde Nesselkapselart ist ziemlich selten, in der länglich ovalen dagegen haben wir diejenige Nesselzelle der *Velella* vor uns,



durch deren sehr zahlreiches Auftreten an einzelnen Stellen Nesselbatterien gebildet werden.

An den explodierten großen Nesselorganen imponiert die äußere Kapselwandung durch ihre Mächtigkeit, die nur am zugespitzten untern Pole der Kapsel etwas abnimmt (Fig. 2 *ar*). Die innere dünnere Hülle setzt sich direkt in den Achsenkörper und dieser wieder in den eigentlichen Faden fort, wie es allgemein bekannt ist. IWANZOFF (30) glaubte gesehen zu haben, daß der zwischen Kapsel und Stiletten liegende Abschnitt des Achsenkörpers unregelmäßig verdickt sei. Ich konnte eine derartige Struktur an den von mir untersuchten großen Nematocysten nicht auffinden. Ich möchte glauben, daß IWANZOFF sich durch die Fältelungen, die die dünne Wandung des Halsstückes stets bei vollständiger Explosion wirft (Fig. 2 *flu*), hat täuschen lassen. Das Zusammenfallen des basalen Fadenabschnitts nach der Entladung bildet nicht allein bei den Nesselorganen der *Telega* die Regel, sondern findet sich an allen Nematocysten, die einen vom eigentlichen Schlauch scharf abgesetzten umfangreichen Achsenkörper haben. Natürlich können die Falten nur dann auftreten, wenn die Kapsel vollkommen explodiert ist. War die Ausstülpung unvollständig, so wird die in der Kapsel enthaltene Flüssigkeit in das Halsstück hineingepreßt und ruft dann, weil die Wand des Achsenkörpers wenigstens für das Kapselsecret undurchlässig zu sein scheint, eine bauchige Auftreibung des basalen Fadenabschnitts hervor. In diesem Falle ist von den Fältelungen selbstverständlich nichts zu bemerken. Auf andere Besonderheiten des Halsstückes werde ich bei der Besprechung der Nesselkapseln unserer Süßwasserpolyphen näher eingehen.

Kurz vor dem Übergange des Achsenkörpers in den Schlauch befinden sich an erstem 3 kräftige, starre Borsten (Fig. 2 *st*). Diese sind, wie die Fig. 3 beweist, wenigstens in ihrem Anfangsteile hohl. Die Zeichnung gibt einen Schnitt wieder, der durch eine ruhende Cnide senkrecht zu ihrer Längsachse geführt wurde und die Stilette gerade an ihrer Basis quer durchgeschnitten hat. Man erkennt deutlich innerhalb der blau gefärbten rundlichen Querschnitte der Borsten (*st*) ein helles Lumen. Daß letzteres mit dem des Achsenkörpers irgendwie in Kommunikation steht, konnte ich hier bei *Telega* nicht mit Sicherheit feststellen. Die Verbindung der Stilette mit ihrem Träger, der Wandung des Achsenkörpers, ist allem Anscheine nach nicht sehr fest.

Der Fadenabschnitt, der zwischen diesen 3 großen Borsten

und dem eigentlichen Schlauche liegt — das „konische Zwischenstück“ MURBACH's (48) — ist, soviel ich sehen konnte, bei den meisten größern Kapseln mit kleinern Borsten besetzt (Fig. 2 *bstn*). Diese sind in Spiralreihen angeordnet, die an dem Ende des konischen Zwischenstückes, also an der Ansatzstelle des Schlauches, zusammentreffen. Jede einzelne Spiralreihe beginnt bei einer großen Borste, so daß also im ganzen 3 Reihen von Härchen vorhanden sind. An das Zwischenstück schließt sich der lange Faden, der in seinem ganzen Verlaufe vollkommen glatt ist.

Die Cnidoblasten aller 3 beschriebenen Nematocysten-Arten sind — wenigstens in ausgebildetem Zustande — ausgezeichnet durch den Besitz eines Stieles, der der Stützlamelle angeheftet ist. Dieser Fortsatz soll jedoch einer von BEDOT (3) und IWANZOFF (30) als besondere Art beschriebenen und auch abgebildeten Cnidocytenform fehlen. Auch ich habe stiellose Nematocyten häufig aufgefunden, möchte sie jedoch nur für Entwicklungsstadien der einen oder andern der 3 vorhin beschriebenen Formen halten. Man trifft sie meistens vollkommen isoliert in einer parallel zum Tentakel gerichteten Lage an, die ihre sofortige Verwendung, sei es als Verteidigungs- oder als Angriffswaffe, von vornherein ausschließt und sie als unreife Kapseln charakterisiert, die erst der Stelle ihres Verbrauches zuwandern.

Das Hauptinteresse an den ausgebildeten Nesselorganen der *Veella* nimmt ihr Cnidoblast in Anspruch. Die Kapsel ist bis an den Endladungspol in den Plasmaleib desselben eingebettet, der sich am untern Pol zu einem langen Stiele auszieht, welcher in seiner größten Länge gleichmäßig dünn ist, nach oben aber sich allmählich zum eigentlichen Cnidoblasten verbreitert, nach unten zu häufig vor der Verbindung mit der Stützlamelle noch mehr oder minder stark spindlig anschwillt (Fig. 10, 11).

In dem obern Teile des Cnidoblasten, der die Kapsel umhüllt, fällt oft schon ohne Zuhilfenahme irgendeines Färbemittels ein etwas glänzendes, knäuelförmiges Gebilde auf, das zuerst von BEDOT (3) aufgefunden und dann genauer von MURBACH (48) und IWANZOFF (30) untersucht worden ist. Da aber auch die letzten beiden Autoren die Verhältnisse dieses eigenartigen Knäuels nur zum geringsten Teile aufklären konnten, gute Abbildungen desselben aber überhaupt noch nicht vorliegen, so werde ich im Folgenden an der Hand von Figuren eine möglichst genaue Schilderung der fraglichen Strukturen geben.

Betrachtet man den Querschnitt durch eine große Nematocyte

(Fig. 4), so sieht man, wie außer dem Kern ein unregelmäßiges, mit Hämatoxylin sich stark färbendes Gebilde die Kapsel fast bis zur Hälfte, oft auch mit einzelnen Windungen über diese hinaus, einschließt (Fig. 4 *fkn*). Die in Fig. 5, 6, 9, 14 dargestellten Schnitte zeigen dieses Plasmaprodukt bei seitlicher Ansicht. Ein Vergleich der Abbildungen läßt die stets wechselnden Umrisse der eigenartigen Einlagerung erkennen, die, wie man an isolierten Cniden sehen kann, oftmals das Plasma ihres Cnidoblasten buckelförmig auftreibt. Meistens wird durch die dichte Masse des Knäuels der Kern und auch die Kapsel vollständig verdeckt, bisweilen besteht es nur aus einzelnen Schlingen (Fig. 5), die einen Durchblick auf die andern Elemente der Bildungszelle sehr wohl zulassen. BEDOT (3) sieht in dieser Einlagerung den Rest des zur Bildung der Cnide aufgebrauchten Plasmas. SCHNEIDER (56) und IWANZOFF (30) deuten es richtig als Fadenknäuel. Während SCHNEIDER dasselbe aber aus 2 Spiralen bestehen läßt, nimmt der russische Forscher an, daß es von einem zusammengedrehten und zu Schlingen eingerollten Faden gebildet werde. Meine eignen Untersuchungen bestätigen die Ansicht IWANZOFF'S. Das Knäuel setzt sich nur aus den Windungen eines und desselben Fadens zusammen, wie es auch Fig. 5 deutlich erkennen läßt. Dadurch, daß die einzelnen Touren des Stranges nicht immer gleiche Größe haben, der Faden als Ganzes auch mehrere auf- und absteigende Windungen macht und einzelne Abschnitte geradlinig verlaufen (Fig. 5), kommt das unregelmäßige Knäuelwerk zustande.

Von dem obern Teile dieses Gebildes, der dem Entladungspol der Kapsel am nächsten liegt, zieht auf der der Kapsel zugewandten Seite ein gestreckter Faden nach abwärts (Fig. 5—7 *absta*). Daß dieser das eine Ende jener Strangmasse bildet, ist anzunehmen und wird durch die Figg. 5 u. 8 bewiesen. Der absteigende Ast biegt unterhalb des Bläschens um und zieht dann an der dem Knäuel gegenüberliegenden Seite der Kapsel nach oben der Cuticula zu (Fig. 6, 7). Bereits am untern Kapselpol kann er sich, wie die Figg. 5 u. 8 zeigen, in mehrere nach ihrer Teilung parallel an der Kapselwand entlang verlaufende Äste gabeln. In dem in Fig 4 abgebildeten Querschnitt durch einen Cnidoblasten erkennt man diese Längsfasern als feine blaue Pünktchen (Fig. 4 *absta*). Bisweilen findet die Zerteilung des absteigenden Astes erst kurz unter der Cuticula statt (Fig. 6), oder sie kann auch wie in Fig. 7 ganz unterbleiben.



Das oben beschriebene Fadenknäuel soll sich nach SCHNEIDER nach unten zu in einen nicht färbbaren Stiel fortsetzen. Nach meinen Untersuchungen ist das Gegenteil der Fall. An dünnen, gut tingierten Längsschnitten durch Cnidoblasten läßt sich folgendes erkennen: Aus dem untern Abschnitt des Knäuels tritt in Spiralwindungen ein Strang hervor, der allmählich einen geradlinigen Verlauf annimmt und in den Stiel der Bildungszelle hineinzieht (Fig. 5, 7—9 *spl*). Die Anzahl der sichtbaren Spiralwindungen ist naturgemäß eine inkonstante: sie ist abhängig von dem mehr oder minder weiten Herabreichen des Fadenknäuels und von der Gestalt der Bildungszelle (vgl. Fig. 5, 6). Diese Spiraltouren hatten seinerzeit BEDOT (3) veranlaßt, eine Querstreifung des Cnidoblastenstiels anzunehmen, bis dann von MURBACH (48) die wahre Natur jener Strukturen aufgedeckt worden ist. An der Stelle, an der der Cnidoblast sich zum Stiel verjüngt, wird der Durchmesser der Spiralwindungen geringer, und bald nimmt der Strang im Stiel selbst einen gestreckten Verlauf an (Fig. 5, 8, 10, 13). Die schematische Fig. 10 wird die eben besprochenen Verhältnisse erläutern. Die Fortsetzung der Spirale werde ich von jetzt an als medianen Strang oder Stielmuskel bezeichnen; wir werden ihn in den Bildungszellen anderer Cnidarier, wenn auch in veränderter Form, wieder vorfinden.

Die bereits S. 196 erwähnte spindlige Anschwellung des Stieles wurde zuerst von BEDOT (3) aufgefunden, dann aber von IWANZOFF (30) einer genauern Untersuchung unterzogen. Der letztere beschreibt sie folgendermaßen: „Mir scheint es, daß sie (die Anschwellungen) dadurch bedingt werden, daß die den Strang, aus welchem der Fortsatz besteht, bedeckende Hülle sich aufbläst, und der Strang selbst in feine Fäden, aus welchen er gebildet ist, welche aber in der übrigen Ausdehnung so dicht aneinander liegen, daß sie sich nicht unterscheiden, zerfällt. Der Zwischenraum zwischen diesen stark verwickelten Fäden ist mit einer homogenen Masse angefüllt.“ Daß jedoch die Fäden in der in Frage kommenden spindelförmigen Verdickung verwickelt sind, glaube ich nicht. Sie scheinen nach meinen Untersuchungen mehr oder weniger parallel nebeneinander zu verlaufen (Fig. 11 *d*). Mit dieser Anschwellung sitzt der Stiel des Cnidoblasten keineswegs direkt der Stützlamelle auf, wie durch die Figg. 11 *d* u. *c* bewiesen wird. An dem der Stützmembran am nächsten liegenden untern Abschnitt der Spindel scheinen sich die Fibrillen, die die Verbreiterung durchsetzen, wieder zu einer oder mehreren stärkern Fasern zu vereinigen, um sich beim Berühren



der Stützlamelle sofort wieder zu trennen. Die Anzahl der dann entstehenden Fäserchen unterliegt größeren Schwankungen, meistens scheinen es 3—4 zu sein (Fig. 11). Sie dringen in die Stützlamelle ein, teilen sich bisweilen noch mehrmals und schaffen dadurch eine sehr feste Verbindung des Cnidoblastenstieles mit der erwähnten Membran. Die spindelförmige Verdickung ist in den meisten Fällen auf den untern Abschnitt des Fortsatzes der Bildungszelle beschränkt; in der Mitte des letztern, wo IWANZOFF (30) sie auch auffand, scheint sie an den vollkommen ausgebildeten Cnidoblasten sehr selten vorzukommen. Bei jugendlichen Bildungszellen zeigt sie plumpe, runde Form und ist häufig noch nicht mit der Stützlamelle in Verbindung getreten (vgl. Fig. 18). Ebenso häufig wie die beschriebene Anschwellung vorhanden ist, scheint sie aber auch zu fehlen. In letzterm Falle zerfällt der mediane Strang bei der Vereinigung mit der Stützlamelle gleichfalls in die ihn zusammensetzenden Elemente, welche ihrerseits fest in jene Membran eingelassen sind (Fig. 11 *a*). Von dem ungeteilt verlaufenden axialen Strang bis zur stark ausgeprägten Spindelbildung finden sich alle möglichen Übergänge, wie Fig. 11 *a—d* beweist.

Die Zerteilung des axialen Stranges in seine einzelnen Fibrillen ist nicht allein auf seinen basalen Abschnitt beschränkt, sondern findet sich auch oberhalb der spindelförmigen Anschwellung vor dem Übergange zur Spindelbildung. In den Spiralwindungen selbst und im Knäuelwerk scheint allerdings der Strang eine homogene Beschaffenheit zu bewahren. Nur an dem absteigenden Aste konnte ich einigemal (Fig. 8, 12) einen Zerfall in 2 Stränge beobachten. Ich möchte aber doch mit IWANZOFF annehmen, daß der ganze Strang sich auch während seines spiraligen Verlaufes aus äußerst feinen Fibrillen zusammensetzt, deren Verkittung untereinander eine sehr innige ist. Ob diese nun parallel nebeneinander liegen oder ob der Strang aus zusammengedrehten Fasern besteht, wird schwierig zu entscheiden sein. Am wahrscheinlichsten dürfte das erstere sein.

Über die physiologische Bedeutung des Fadenknäuels und seines basalen gestreckten Abschnitts existieren verschiedene Ansichten. BEDOT (3) glaubt an die muskulöse Natur des ganzen Cnidoblastenstieles auf Grund der von ihm beobachteten Querstreifungen, MURBACH (48) nimmt unbedingt die Kontraktilität des Fadenknäuels an, während SCHNEIDER (56), dem allerdings die Fortsetzung der Fadenmasse nach der Stützlamelle zu entging, eine solche ableugnet. IWANZOFF (30) stellt sich auf die Seite SCHNEIDER's.

Bevor ich zu dieser Frage Stellung nehme, lasse ich meine Beobachtungen sprechen: Während der Stiefaden (oder mediane Strang) in den meisten meiner Präparate ganz glatt verlief, fand ich ihn in einigen Fällen, von denen ich 2 in Fig. 13 abgebildet habe, in kontrahiertem Zustande. In Fig. 13 *a* ist der obere Abschnitt des Cnidoblasten, in dem die Kapsel eingebettet ist, durch das Zusammenschnurren des axialen Stranges eine beträchtliche Strecke von der Cuticula zurückgerissen worden. Der Stielmuskel selbst hat sich, wie auch aus der Zeichnung ersichtlich, fast seiner ganzen Länge nach zusammengezogen. Eine Kontraktion des Fadenknäuels oder der Spirale war allerdings nicht zu beobachten. In Fig. 13 *b* erstreckt sich das Zusammenziehen der axialen Faser nur auf ihren untern, der Stützlamelle am nächsten liegenden Abschnitt. Die unterste Partie zeigt verhältnismäßig weite Spiralwindungen, die allmählich in die eigenartigen Schnurren übergehen, welche uns der ganze Strang in Fig. 13 *a* zeigt. Aus der Fig. 13 *b* wäre der Schluß zu ziehen, daß der mediane Strang sich bei seiner Kontraktion in enorm kleine, gleichmäßige Spiralwindungen legt, die als solche nicht mehr unterscheidbar sind und diese eigenartigen welligen Strukturen am Strange hervorrufen.

Die beschriebene Form der Zusammenziehung des Stiefadens ist für mich bestimmend für meine Auffassung des Vorganges. Gerade die feinen Schnurren, in die sich derselbe in Fig. 13 *a* und im obern Teile von Fig. 13 *b* zusammengezogen hat, scheinen mir dafür zu sprechen, daß die Kontraktion selbsttätig erfolgte, daß also der Stiefaden in erster Linie einen Muskel darstellt. Wäre es lediglich eine elastische Faser im Sinne entsprechender Strukturen der höhern Tiere, wäre also die Zusammenziehung passiv infolge Kontraktion des Stielplasmas erfolgt, so würde der Stiefaden meiner Ansicht nach sich nur in lockere Spiraltouren zusammenlegen können.

Was nun für den Stiefaden gilt, glaube ich auch für die im Körper des Cnidoblasten selbst liegenden Fadenteile annehmen zu dürfen, namentlich aber für jenen gestreckten abwärts ziehenden Teil desselben, der sich unterhalb der Kapsel, wie wir sahen, in eine Anzahl von Fäden auflöst, die an der Oberfläche der Kapsel der Länge nach entlang ziehend, diese also mit einem Mantel von Längsmuskeln umgeben. Wenn an diesen auch eine Kontraktion nicht wahrgenommen werden konnte, so liegt das einerseits daran, daß man diesen Teil des Fadenapparats immer nur in wenigen

glücklichen Fällen zu Gesicht bekommt, und dann ist vor allem nicht zu vergessen, daß mir nur konserviertes Material vorlag, an dem die Kapseln durchweg im ruhenden Zustand angetroffen wurden.

Daß auch der spiralige Teil des Knäuelbandes weiterer Kontraktion fähig ist, erhellt einerseits aus einem Vergleich der Figg. 7, 8, 12 mit Fig. 9, andererseits spricht die Tatsache dafür, daß die Verfolgung der Spiralen des Knäuels in vielen Fällen gerade durch die enge Zusammenlegung der Windungen erschwert wird.

So halte ich das ganze Band in allen seinen Teilen in erster Linie für einen komplizierten Muskelapparat, der bei dem Explosionsprozeß der Cnide eine Rolle zu spielen hat. Mit dieser Auffassung halte ich es durchaus vereinbar, wenn ihm noch außerdem eine, namentlich gilt dies vom Knäuelabschnitt, rein mechanische, elastische Rolle zugeschrieben werden muß, die darin besteht, nach der Explosion und nach dem eventuellen Einbohren des Nesselfadens in ein Beutetier, das Zerreißen des Cnidoblastenstieles zu erschweren und dadurch die Beute am Entkommen zu hindern.

Als weiteres Produkt der Bildungszellen von *Velella* erwähnt SCHNEIDER (56) in seiner Arbeit noch eine glänzende, die Kapsel einhüllende Membran, fällt aber über ihre Natur keine Entscheidung. Diese Hülle ist, wie ich mich überzeugt habe, an jeder Cnide vorhanden. Ich halte sie aber für nichts anderes als für eine Membran, mit der sich das Plasma gegen die Kapsel abgrenzt, wie in gleicher Weise die Zellen und auch ihre Nuclei sich von ihrer Umgebung durch eine Membran trennen.

Ein anderes wichtiges Erzeugnis des Cnidoblasten ist das Cnidocil. Während BEDOT (3) es an den Nesselorganen von *Velella* als einfache Borste zeichnet, finde ich bei MURBACH (48) und SCHNEIDER (56) keine hierauf bezüglichen Angaben. In seinen Zeichnungen stellt der erstere es einfach als kuppenförmige Erhebung des Cnidoblastenrandes dar. IWANZOFF (30) dagegen teilt mit, daß es sich bei der Maceration leicht in 3 oder 4 Börstchen auflöse, aus deren Verlöten es sich gebildet habe. Ich werde hier etwas näher auf den Bau des Cnidocils eingehen, weil man dieselben Verhältnisse auch an fast allen von mir untersuchten Nesselorganen anderer Cnidarier wiederfinden wird.

Das Cnidocil erhebt sich bei *Velella* meistens auf der Seite des Cnidoblasten, auf welcher auch das Fadenknäuel gelegen ist. Es wird jedoch nicht von 3 oder 4 Härchen gebildet, wie IWANZOFF glaubt, sondern an seinem Aufbau ist stets eine größere Anzahl.



etwa 5—8 Fasern beteiligt. Diese färben sich sonderbarerweise genau so wie das daneben liegende Fadenknäuel, so daß ich zuerst in dem leicht erklärlichen Irrtum befangen war, das Cnidocil setze sich direkt in das Fadenwerk fort; eingehende Untersuchungen haben mir aber gezeigt, daß es in keiner Weise mit dem Knäuel in Verbindung steht. Die Länge der Cnidocilelemente ist eine verschiedene; daß sie außerordentlich weit hinabreichen können, wird durch die Fig. 14 bewiesen. Ihren Ursprung nehmen diese Fasern inmitten des die Kapsel umgebenden Plasmas und streben dann der Cuticula zu. Sie berühren sich jedoch bald, weil sie nicht genau parallel nebeneinander verlaufen, sondern sich immer mehr zusammendrängen. Gleichzeitig nähern sich aber die seitwärts liegenden Fasern durch seitliches Vorrücken immer mehr, so daß in einer gewissen Höhe die Teile des Cnidocils eine an einer Seite geöffnete Röhre bilden. Stoßen die seitlichen Elemente zusammen, so schließt sich der sogestalt gebildete Tubus, eine von den Fasern tritt in die Mitte, und während die andern bald enden, steigt die mittlere noch etwas höher empor (Fig. 9 *mf*). Die Vereinigung der das Cnidocil zusammensetzenden Stäbchen kann vor dem Durchbrechen der Cuticula erfolgen, so daß nur die mittlere Faser sich über diese erhebt, oder auch erst außerhalb stattfinden. Am schönsten erkennt man den Aufbau des Cnidocils bei der Betrachtung von oben her (Fig. 15). Stellt man den Fuß des reizleitenden Apparats ein, so erblickt man mehrere fast geradlinig aneinandergereihte Punkte (Fig. 15 *a*); je höher man einstellt, desto mehr drängen diese zusammen (Fig. 15 *b*), bis man bei ganz hoher Einstellung das in Fig. 15 *c* wiedergegebene Bild erhält. Würde man die Spitze des Cnidocils einstellen, so müsste man, wie aus dem oben Gesagten folgt, nur noch einen Punkt, die mittlere Faser, wahrnehmen können.

Von dem Kern des Cnidoblasten ist nicht viel zu erwähnen. Er hat gewöhnlich linsenförmige Gestalt und liegt seitlich der Kapsel an, wird aber durch das Fadenknäuel meistens dem Auge entzogen. Häufig lassen sich scharf begrenzte Chromatinkörnchen, die einem Gerüstwerk eingelagert sind, in ihm erkennen (Fig. 1, 5 *n*).

Ich möchte jetzt noch mit einigen Worten auf einen eigenartigen Aufsatz eingehen, der nur dem Cnidoblasten der einen großen Nesselkapselform zukommt. Während die Bildungszelle der ovalen Cniden-Art mit der Cuticula abschließt und diese nur mit ihrem Cnidocil überragt, erhebt sich das Plasma der großen rundlichen Nesselkapselform noch als ringförmiger Aufsatz etwas über die



Cuticula, wie an dem Längsschnitt durch eine solche Cnide (Fig. 1) auch erkennbar ist. In diesem besondern Abschnitt des Cnidoblasten verlaufen parallel nebeneinander eine ganze Anzahl feinsten, mit Hämatoxylin sich färbender Fasern, wie sie uns auch die Cnidoblasten anderer Cnidarier wieder zeigen werden. Am besten erkennt man sie bei Betrachtung des Entladungspols von oben her. In Fig. 16 blickt man direkt von oben auf die Explosionsöffnung herab und sieht die als blaue Punkte erscheinenden Fibrillen (*stv*) letztere ringförmig umgeben. Fig. 17 zeigt die Auftreibung des Cnidoblasten mit den Fäserchen etwas schräg von oben. Man erkennt, daß diese allein auf den Aufsatz beschränkt bleiben und nicht weiter in den Cnidoblasten hineinziehen. Ein Cnidocil ist bisweilen (Fig. 17), doch nicht immer vorhanden. Es wäre ja auch denkbar, daß diese Stäbchen, die sich nicht von Cnidocilfasern unterscheiden lassen, die Funktion der letztern mit übernehmen könnten. Vor allem hat man jedoch in diesen Elementen nur Streifen dichtern Protoplasmas zu erblicken. Sie finden sich bei *Velella*, wie ich schon erwähnte, nur am Cnidoblastenrande der rundlichen großen Nematocytenform und bilden das beste Unterscheidungsmerkmal zwischen dieser und der länglich ovalen Cniden-Art.

Fast alle eben behandelten Bestandteile des Cnidoblasten, wie Stiel, medianer Strang und Cnidocil, fehlen den reifenden, fälschlich als besondere Art gedeuteten Kapseln, soweit sie noch auf der Wanderung zu den Nesselwülsten begriffen sind. Das Fadenknäuel dagegen ist stets schon vorhanden. Sind die reifenden Cniden erst in die Nesselbatterien gelangt, so differenziert sich allmählich aus einer Längsstreckung des die Kapsel einschließenden Protoplasmas der Stiel mit der spindelförmigen Verdickung, worauf die Anheftung an die Stützlamelle erfolgt. Unterdessen hat sich auch der mediane Strang entwickelt, die Kapsel selbst und ihre einzelnen Teile haben ihre volle Reife erlangt, sie braucht nur durch weitere Verlängerung des Fortsatzes an die Cuticula gehoben zu werden, und die Cnide ist zum Beutefang oder zur Verteidigung verwendbar. In Fig. 18 habe ich einen Schnitt durch eine reifende Nematocyte abgebildet. Das Fadenknäuel ist nicht mitgetroffen, im übrigen wird die Figur aber zur Erklärung des eben Gesagten geeignet sein.

## II. *Tubularia mesembryanthemum*.

In seiner Arbeit über den Bau der Hydroidpolypen beschreibt C. F. JIKELI (33) bei *T. mesembryanthemum* 4 voneinander abweichende

Arten von Nesselkapseln. Das Vorhandensein dieser Formen kann ich bestätigen, und ich benutze deshalb auch die von diesem Autor angewandte Bezeichnungsweise.

Die in zwei Größen auftretenden eiförmigen Nesselkapseln besitzen einen Achsenkörper, um dessen untern Abschnitt der Faden in der ruhenden Cnide in mehrere Spiralwindungen gelegt ist. Die beiden andern Typen von Cnidocysten entbehren des Halsstückes, infolgedessen hat auch der Schlauch eine andere Aufwindungsweise. Nach JIKELI (33) bildet er bei den birnförmigen Nesselorganen eine einfache Schlinge innerhalb der Kapsel. Diese Angaben sind richtig. Leider konnte ich an meinem Material keine einzige explodierte Cnide dieser Art vorfinden. Es wäre ganz interessant, die Form des ausgestülpten Schlauches kennen zu lernen. Obwohl aus dem ganzen Bau zu schließen ist, daß der Faden nach der Explosion sich korkzieherförmig umlegt, wie es schon von den kleinen birnförmigen Nesselkapseln des Süßwasserpolyphen her bekannt ist, so wäre jedoch auch denkbar, daß wir hier rudimentäre Nesselorgane vor uns haben. Hiergegen spricht allerdings das ziemlich häufige Vorkommen dieser Cniden-Art. Die Aufwindungsweise des Fadens im Innern der langgestreckten Nesselkapselart konnte von JIKELI durch die Kapsel hindurch nicht erkannt werden. Wie ich finde, ist sie die gleiche wie bei den kleinsten Nematocysten von *Teledia*: der Schlauch ist im Bläschen zu mehreren neben- und aufeinander liegenden Schlingen eingerollt.

Wie zu erwarten ist, finden sich die verschiedenen Arten der Nesselorgane in besonders reicher Anzahl auf den Tentakeln vor. Ein Unterschied hinsichtlich der Menge der Nematocysten ist zwischen dem obern und untern Tentakelwirtel nicht zu bemerken. An den übrigen Körperregionen findet man nur sehr selten zu Gruppen vereinigte, vollkommen ausgebildete Nesselorgane, dagegen sind ihre Entwicklungsstadien überall im Ectoderm verteilt. Am häufigsten von allen 4 Cnidocystenformen ist die kleinere eiförmige; nächst ihr tritt die birnförmige Kapselart mit dem schlingenförmigen Faden zahlreich auf. In der numerischen Verteilung der Nesselorgane scheinen bei den einzelnen Arten der *Tabularia* mehr oder minder große Verschiedenheiten vorzuliegen.

Bei der nun folgenden Beschreibung des Cnidoblasten werde ich mich vor allem an den der kleinern eiförmigen Cniden halten, weil letztere am häufigsten vorkommen, außerdem auch ihr Cnidoblast verhältnismäßig umfangreich ist, so daß alle Einzelheiten mit ziem-

licher Klarheit erkannt werden konnten. Die Kapsel wird von einer voluminösen, fast kugelförmigen Plasmamasse umhüllt, die am untern Pol des Bläschens sich plötzlich stark verschmälert, um in einen Stiel von gleichmäßiger Dicke überzugehen, der sich an die Stützlamelle anheftet, ohne sich, wie wir es bei *Veella* gesehen haben, vor der Verbindung mit jener Membran nochmals zu verdicken.

Auch hier wird die Achse des Stieles von einem sich mit HEIDENHAIN's Hämatoxylin intensiv färbenden Stielmuskel durchzogen, der relativ so ansehnlich ist, daß das Plasma nur einen dünnen Überzug über ihn bildet. Der axiale Strang teilt sich vor der Verschmelzung des Stieles mit der Stützlamelle in feinere Fibrillen, scheint aber auch häufig mit einer flachen fladenförmigen Verbreiterung dieser Membran aufzusitzen. Jedenfalls ist die Vereinigung von Stiel und Stützlamelle, wie schon JIKELI nachwies, eine sehr feste. Ebenso wie der Stielmuskel färbt sich im obern verbreiterten Teile des Cnidoblasten ein scheinbar bandartiges Gebilde, das fast so breit ist wie die Kapsel lang und letztere als breiter Ring umgibt (Fig. 19, 20 *rm*). Bei guter Differenzierung und genauer Beobachtung läßt sich jedoch erkennen, daß dieses Band aus mehreren parallel nebeneinander verlaufenden Fasern besteht, die wie Tommenreifen die Kapsel umfassen. Allem Anscheine nach gehen sie direkt aus einer Verästelung oder Teilung des auf der einen Seite des Cnidoblasten gelegenen Stielmuskels hervor. Diese Fasern stellen Ringmuskeln dar, deren Windungszahl zwischen 4 und 9 variiert; in der Regel sind 7 oder 8 vorhanden. Zwischen ihnen beobachtet man gelegentlich ein Netzwerk feinsten plasmatischer Fäserchen, die jedoch nur an ausgezeichnet gefärbten Präparaten und dann auch nur undentlich nachweisbar sind.

JIKELI nimmt an, daß bei der Explosion der Kapsel diese seitlich durch Bersten der Umhüllung frei werde und nicht am obern Ende des Cnidoblasten herausgeschleudert werde. Diese Ansicht ist meiner Meinung nach verfehlt. Jede Kapsel ist selbstverständlich in ihrer Bildungszelle so orientiert, daß ihre Stilette mit ihrer Spitze nach dem Entladungspol hin gerichtet sind. So ist es auch bei den Nesselorganen von *Tubularia*. Hier zeigen die Stilette aber nicht nach der Seite des Cnidoblasten, sondern senkrecht zu dieser Richtung zur Cuticula hin. Überdies ist durch den breiten, die Kapsel umgebenden Ring ein seitliches Bersten der Umhüllung und Freiwerden der Cnide unmöglich gemacht. Die von mir an den Tentakeln aufge-

fundenen entladenen Nesselzellen zeigten auch keinerlei Abweichung von der normalen Entladungsweise.

Einen ähnlichen Bau wie die eiförmigen haben die kleinern birnförmigen Cnidocysten. Auch sie besitzen einen Stiel, der mit der Stützlamelle eine feste Verbindung eingeht. Auch ihnen kommt sowohl der Stielmuskel wie auch dieselbe Ringmuskulatur zu, wie es die Fig. 22 deutlich erkennen läßt. Abgesehen von ihrer Größe und der schlingenförmigen Aufwindungsart des Nesselfadens unterscheiden sie sich dadurch von den eiförmigen, daß bei ihnen der Kern meistens unterhalb der Kapsel liegt, wohingegen er bei der größern Nematocysten-Art immer seitlich in der Höhe der Ringmuskeln sich befindet (Fig. 19 u. 22 n). Er hat bei beiden Cnidocystenformen rundliche Gestalt und beweist durch sein stark ausgeprägtes Färbungsvermögen seinen Reichtum an chromatischer Substanz.

Betrachtet man den Cnidoblasten der großen wie der kleinen Kapseln vom obern Pol, so zeigt sich im Plasma der Bildungszelle im Umkreise der Explosionsöffnung eine feine radiäre Streifung (Fig. 23). Es handelt sich wie bei dem einen Nesselorgan von *Veella* um einen Kranz kurzer stäbchenförmiger Differenzierungen, die sich mit Hämatoxylin lebhaft imprägnieren. In dieser Oberflächenansicht sehen wir den Stäbchenkranz an einer Stelle durch einen größern ebenso gefärbten Punkt unterbrochen. Derselbe stellt den optischen Querschnitt des Cnidocils dar. Im übrigen besitzt der Cnidocilapparat der Cnidoblasten beider Kapselarten den gleichen Bau wie bei *Veella*. Er besteht aus ca. 5—7 feinen Stäbchen, die eine Strecke nebeneinander verlaufen, sich dann seitlich berühren und eins der Fäserchen in ihre Mitte nehmen, das dann die andern etwas überragt. Eine Cnidocilröhre, wie sie JIKELI (33) an den großen Nematocysten gefunden haben will, ist also in Wirklichkeit nicht vorhanden.

Von besonderer Wichtigkeit sind die Bildungsstadien der Nesselzellen. Sie finden sich in reicher Anzahl im Ectoderm des Hydranthenstieles, dann auch in weiter fortgeschrittenen Stadien zerstreut zwischen den Ausläufern der ausgebildeten Nesselzellen in den Tentakeln. Von einem Stiel ist an den jugendlichen Cnidoblasten noch nichts wahrnehmbar. Bei länglicher Gestalt lassen sie an einem Pol das sich bildende Bläschen, am andern den ziemlich umfangreichen Nucleus erkennen. Vom Kern aus ziehen bis zum obern Ende der Bildungszelle mit Hämatoxylin sich intensiv färbende Fasern hin, wie sie Fig. 24—29 bei seitlicher Ansicht und



Fig. 30 im Querschnitt zeigen. Sie verlaufen entweder ungeteilt über die Kapsel hinüber (Fig. 24—26), oder sie können sich auch an beliebiger Stelle in einen oder mehrere Äste gabeln (Fig. 27—29). Etwas weiter entwickelt sind die Stadien, die schon bis an ihre Verbrauchsstelle, die Tentakel, hinaufgewandert sind. Fig. 31 zeigt einen derartigen Cnidoblasten. Man sieht schon den Beginn des sich bildenden Stieles und gewahrt in ihm einzelne Teilchen des angeschnittenen oder sich erst differenzierenden Stielmuskels (*mstr.*). Vor allem aber ist die Kapsel in einer Drehung um  $90^{\circ}$  begriffen (vgl. d. Fig.), so daß die ursprünglichen Längsfibrillen zu Querfasern werden müssen.

Es erübrigt sich noch, nach dieser allgemeinen Beschreibung der Produkte der Bildungszelle kurz auf die histologische Dignität des axialen Stranges und seiner Fortsetzung, sowie auf die Deutungen, die der Cnidoblastenstiel im Laufe der Zeit von den verschiedenen Autoren erfahren hat, einzugehen.

CIAMICIAN (10) beschrieb als erster feine plasmatische Ausläufer der Bildungszellen von *Tubularia*. Diese Fortsätze sollen der Muskelschicht zustreben, in eine Schicht feiner Fasern zerfallen und als solche den Muskelfibrillen aufgelagert sein. Das Vorhandensein von Stielen an den Cnidoblasten von *Tubularia* wurde von HAMANN (26) bestätigt. Er behauptete aber im Gegensatz zu CIAMICIAN, daß diese Ausläufer sich niemals in feine Stränge, die den Muskelfibrillen aufliegen, zerteilen. HAMANN läßt sie zwischen den letztern endigen. Aus seinen weitem Ausführungen geht hervor, daß sich die Stiele der Cnidoblasten von *Tubularia* ebenso verhalten wie die anderer Cölenteraten, d. h. sich an der Stützlamelle inserieren und dadurch ihre Natur als Stützfasern zu erkennen geben. JIKELI (33) vermutet, daß die Stiele der Cnidoblasten von *Tubularia* stark lichtbrechende Muskelfasern vorstellen. Nach SCHNEIDER (55) besteht der Fortsatz aus einem gleichmäßig dünnen Faden, der unterhalb der Kapsel mit der Muskelhülle verschmilzt, die wie bei *Hydra* die Kapsel gänzlich bis auf eine kleine Öffnung am Entladungspol einschließen soll.

Ich vertrete die Ansicht, daß auch bei *Tubularia* der axiale Strang wie auch seine Fortsetzung, die ringförmigen Fasern, typische Muskelfasern vorstellen. Während die jugendlichen Cnidoblasten Längsmuskelstränge haben, wie wir sie noch an den ausgebildeten Bildungszellen anderer Cnidarier als bleibenden Bestandteil auffinden werden, bilden sie sich bei *Tubularia* mit zunehmender Reife zur

Ringmuskulatur um. Das so entstandene kontraktile Band zeigt an konserviertem Material häufig eine Kollabierung (Fig. 21c). Ich glaube nun, daß auf den Zusatz von Reagentien sich die Muskulatur dergestalt kontrahierte, wohingegen sie bei frischen Cnidocysten sich kreisförmig (Fig. 21a u. b) um die Kapsel legen wird.

Meine Zeichnungen werden wohl zur Genüge beweisen, daß eine muskulöse Membran, wie sie JIKELI und SCHNEIDER beschreiben und abbilden, in Wirklichkeit nicht vorhanden ist, will man nicht das dünne Häutchen, das das Plasma der Bildungszelle von dem Bläschen scheidet, als solche deuten (Fig. 30). Das von mir aufgefundene muskulöse Band hat mit der von beiden Forschern beschriebenen Hülle nichts zu schaffen. Das Band geht direkt in den Stielmuskel über, der wohl von beiden Autoren übersehen wurde, die kontraktile Umhüllungsmembran soll sich in den Stiel des Cnidoblasten fortsetzen, der von JIKELI wie von SCHNEIDER allem Anscheine nach in toto als Muskelfaser gedacht wurde.

### III. *Pennaria cavolinii*.

Von den Nesselkapseln von *Pennaria* gibt IWANZOFF (30) eine ziemlich ausführliche in vielen Punkten zutreffende Beschreibung, die ich nur in einzelnen Teilen ergänzen resp. richtig stellen möchte.

IWANZOFF beschreibt als erste Nematocysten-Art eine große Kapselform mit Achsenkörper, die in den geknüpften Tentakeln und an der Basis des Polypenkörpers vorkommen soll. Jedoch sind nach meinen Untersuchungen nur die in den Nesselknöpfen an der Spitze der Tentakel befindlichen großen Cniden vollkommen reif und damit explosionsfähig. Dagegen zeigen die an anderer Stelle im Ectoderm befindlichen Vertreter dieser Kapselart durch ihre der Längsrichtung des Tentakels parallele Lage an, daß sie sich erst auf dem Wege zu ihrer Verbrauchsstelle, in diesem Falle der Spitze der Tentakel, befinden.

Daß das Halsstück, wie IWANZOFF (30) gesehen zu haben glaubt, bei den Macrocniden von *Pennaria* ungleichmäßig verdickt sei, möchte ich bezweifeln. Eine derartige Strukturierung der Achsenkörperwandungen würde wohl bei der Explosion der betreffenden Kapsel der schnellen Ausstülpung hinderlich sein, wenn nicht sie ganz unmöglich machen. Außerdem wäre es überaus unzweckmäßig, wenn die Wände des Halsstückes, durch die ja nach der IWANZOFF'schen Theorie das die Entladung veranlassende Wasser nach Ablösung des Kapseldeckels hindurchdiffundieren soll, noch so übermäßig ver-

dickt wären. Ich möchte annehmen, daß IWANZOFF sich auch hier wie bei *Veleva* durch die Fältelungen des Achsenkörpers an den entladenen Kapseln hat täuschen lassen.

Die Borsten auf dem Achsenkörper beschreibt der russische Forscher folgendermaßen: „An der Grenze beider Teile des Achsenkörpers sitzen drei mit ihrer Spitze seitwärts und etwas nach hinten gerichtete Widerhaken. Von der Basis jedes Widerhakens zieht sich längs des distalen Teiles des Achsenkörpers, sich etwas von links nach rechts spiralg windend, je eine Reihe kurzer, ebenfalls mit ihren Spitzen seitwärts und nach hinten gerichteter Härchen. Wir haben folglich im ganzen drei spirale Reihen von Härchen, ganz ebenso, wie wir es bei den Actinien gesehen haben, und welche ebenso gewunden sind. Die Widerhaken stellen nichts anderes vor als vergrößerte Härchen jeder Reihe.“ Diese Angaben kann ich bestätigen. Die Anordnung der Härchen ist dieselbe, wie wir sie bei den großen Nesselorganen der *Veleva* vorgefunden haben und noch an denen anderer Cölenteraten antreffen werden. In seinem weiterm Verlaufe ist der Nesselfaden vollkommen glatt.

Die eben behandelte Kapselform tritt in 2 Varietäten, einer größeren und einer kleinern Form, auf.

Von ihnen unterscheidet sich deutlich durch ihre Form und Größe eine 3. Nematocysten-Art, die überall im Ectoderm, besonders häufig aber auf einer bestimmten Seite der Tentakel vorkommt und an Zahl alle andern Nesselorgane übertrifft. Die Kapsel ist ein zylindrisches Bläschen, dessen innere Wandung in einen unbewehrten Achsenkörper und dieser wiederum in den verhältnismäßig kurzen Faden übergeht. Als Besonderheit dieser Cnide erwähnt IWANZOFF (30) folgendes: „Was ähnliche Kapseln von allen früher beschriebenen unterscheidet, ist das Vorhandensein eines stark lichtbrechenden runden Körperchens, welches sich durch Methylenblau nicht so intensiv färbt wie die die Kapsel ausfüllende gelatinöse Masse. Bei der Entladung bleibt dies Körperchen entweder unverändert oder nimmt eine unregelmäßige Form an, bekommt Risse oder bedeckt sich mit Vertiefungen. Scheinbar haben wir hier eine weitere Umbildung der gelatinösen Masse vor uns.“ Diese Beschreibung IWANZOFF's ist vollkommen richtig. Auch ich konnte mir über die Natur und den Zweck dieses Ballens keine Klarheit verschaffen; vielleicht kann man hierüber auch nur durch Untersuchung lebenden Materials Aufklärung erlangen.

Außer diesen schon von dem eben genannten Autor beschriebenen

Nesselkapseln fand ich noch eine gar nicht so selten vorkommende 4. Cnidocysten-Art. Diese hat viel Ähnlichkeit mit dem kleinsten (Fig. 22) Nesselapparat von *Tubularia*. Die Aufwindungsweise des Fadens im Innern der Kapsel vermochte ich nicht zu erkennen, einerseits wegen der leichten Färbbarkeit ihres Secrets, andererseits auch wegen der Kleinheit des ganzen Gebildes. Aus der Form der zugehörigen Kapsel wäre eventuell zu schließen, daß der kurze Faden in eine einzelne Schlinge zusammengelegt ist, wie in dem ähnlich gebauten Bläschen von *Tubularia*.

Außer diesen streng voneinander verschiedenen, immer wieder in gleicher Form vorkommenden Kapselarten finden sich auch noch vereinzelt anders gestaltete Nematocysten, die wohl nur anormale Entwicklungsformen vorstellen. Die Cnidoblasten aller 4 Nesselkapseln weichen in ihrer äußern Gestalt und in ihren einzelnen Elementen etwas voneinander ab. Alle angeführten Formen besitzen gestielte Bildungszellen, deren proximaler Abschnitt mit der Stützlamelle in Verbindung tritt. Der Kern liegt nur bei der kleinsten Kapselart unterhalb des Bläschens, bei den andern nimmt er die gewöhnliche Lage an der Seite der Kapsel ein. Er ist bei den großen Nesselzellen ziemlich chromatinarm und infolgedessen nicht leicht nachweisbar; über seine Beschaffenheit an den Bildungszellen der andern Cnidocysten-Arten ist nichts Besonderes zu erwähnen.

An den beiden kleinen Cniden-Arten sind die Strukturverhältnisse der Cnidoblasten wegen ihrer Feinheit nur undeutlich zu erkennen; doch kann ich bei den kleinsten Formen das Vorhandensein eines Stielmuskels mit aller Bestimmtheit behaupten.

Klarer liegen die Verhältnisse bei der mittelgroßen Kapselart. Der plasmatische Stiel der Bildungszelle schwillt, wie schon IWANZOFF (30) nachwies, häufig um ein geringes kurz vor seiner Vereinigung mit der Stützlamelle an und grenzt sich scharf gegen die umgebenden Stützzellen ab. IWANZOFF beschreibt den Fortsatz des Cnidoblasten wie folgt: „Was den Fortsatz anbetrifft, so scheint hier die Ähnlichkeit mit einer glatten Muskelfaser nur eine rein äußerliche zu sein. Nach seinen optischen Eigenschaften und nach seinem Verhalten zu den Farbstoffen ist dieser Fortsatz in demselben Maße der Stützlamelle ähnlich, wie HAMANN hinweist. Von seiner Contractionsfähigkeit konnte ich mich nicht überzeugen. Ich konnte, umgekehrt, oft sehen, daß der Stiel bei der Entladung der Nematocyste sich nicht contrahiert, aber aus dem Epithel hervorschnellt, wobei er auf sich die Nesselkapsel herausträgt.“ Die An-



gaben IWANZOFF's, soweit sie auf den eigentlichen Cnidoblastenstiel Bezug haben, decken sich mit meinen eignen Befunden; doch geht aus seinen Worten auch hervor, daß er — bei SCHNEIDER (55) blieb ich im Zweifel — den stets vorhandenen Stielmuskel nicht gesehen hat. Dieser verläuft in der Mitte des Cnidoblastenfortsatzes und löst sich an seinem proximalen Ende unter gleichzeitiger minimaler Verbreiterung des Stieles in feine Fäserchen auf, die ihrerseits fest in die Stützlamelle eingelassen sind. Unterhalb der Kapsel teilt er sich gleichfalls in feine sich oft noch wieder verästelnde Fasern, welche im Plasma der Bildungszelle an dem Bläschen entlang bis zum Entladungspol hinziehen (Fig. 32 *mstr*) und ebenso wie der Stielmuskel selbst als Muskelfasern gedeutet werden müssen. Häufig scheinen zwischen diesen Längsstreifen noch feinste Querfasern ausgespannt zu sein (vgl. vor. Fig.), doch möchte ich nicht mit Bestimmtheit für das Vorhandensein dieser Elemente eintreten. Der Untersuchung setzt das an konserviertem Material stark lichtbrechende Kapselsecret, vor allem aber auch die Feinheit der Strukturen selbst große Schwierigkeiten entgegen. Die Anzahl der aus der Teilung hervorgehenden Fibrillen ist eine wechselnde, in der Regel scheinen es 3 oder 4 zu sein. Auf einem Querschnitt durch eine Nematocyste ergeben sie mit ihren Verästelungen das in Fig. 33a u. b wiedergegebene Bild. Ich möchte annehmen, daß der axiale Strang auch hier von einer Anzahl aneinandergelegter Fibrillen gebildet wird, wie die Faser im Stiele der Nesselzellen von *Verella*. Dafür spricht der Zerfall in diese Elemente an seinem proximalen und distalen Ende. Andere Beweise für dieses Verhalten kann ich allerdings nicht anführen.

Das kurze, breite Cnidocil dieser Nematocysten-Art hat die gewöhnliche Lage und setzt sich, wie uns von den Cniden von *Verella* und *Tabularia* her bekannt ist, aus 5—8 Stäbchen zusammen.

Eine Hülle im Umkreise der Kapsel, wie SCHNEIDER (55) sie auffand, ist wohl vorhanden, steht aber nach IWANZOFF (30) nicht mit dem Stiele der Bildungszelle, wie SCHNEIDER annimmt, in Verbindung. Auch der Stielmuskel mit seinen Teilen verläuft im Plasma des Cnidoblasten, ohne sich irgendwie mit der Kapselumhüllung, die auf keinen Fall eine muskulöse Membran vorstellt, zu vereinigen.

Die eben beschriebenen Elemente treffen wir auch im Cnidoblasten der Macrocniden an, doch zeigen diese wiederum Besonderheiten, namentlich hinsichtlich ihrer Muskulatur, die wir an dem der kleinern Nesselorgane vermissen. SCHNEIDER (55) beschreibt ihn

folgendermaßen: „Auch hier — bei den großen Nesselorganen — existieren Stiel und die Membran im Umkreis der Kapsel; beider Zusammenhang ist aber ein lockerer, das Gerüst letzterer geht nach unten zu in eine parallelfaserige Verdickung (die auch von anderen indifferenten Linien durchflochten wird) über, welche als Stiel imponiert. Der Struktur wegen ist er deshalb sicher nicht als Muskelbildung aufzufassen, vielmehr kann es sich nur um einen Stützfortsatz handeln.“ Im großen und ganzen kann ich SCHNEIDER's Angaben bestätigen. Ein aus fest verkitteten Fibrillen sich zusammensetzender Strang, wie ihn die Cnidoblasten der Macrocniden aufweisen, ist bei der großen Form von Nesselzellen nicht vorhanden. Wir haben bei ihnen noch ein ursprünglicheres Verhalten. Hier sind die einzelnen Fasern des Stielmuskels — die „parallelfaserige Verdickung“ SCHNEIDER's — noch nicht miteinander verbunden, sondern verlaufen parallel nebeneinander, konvergieren am basalen Abschnitt des Cnidoblastenstieles und treten mit der Stützlamelle in Konnex.

In dem die Kapsel einschließenden Abschnitt der Bildungszelle sind scharf begrenzte Längsmuskelfasern nur sehr selten nachweisbar. Statt ihrer bemerken wir dagegen an gut gefärbten Schnitten ein die Cnide allseitig umhüllendes außerordentlich zierliches Netzwerk (Fig. 34), das wohl nur das protoplasmatische Wabenwerk der Bildungszelle repräsentiert.

Über die Strukturverhältnisse am oberen Abschnitt des Cnidoblasten vermag die Betrachtung eben angeschnittener Nesselzellen von oben her die besten Aufschlüsse zu liefern. Man erblickt dann überraschend zierliche Bilder, wie ich sie in Fig. 35 u. 36 wiedergegeben habe. Man erkennt eine große Anzahl feinsten radiär verlaufender Linien, die von dem am Rande der Zeichnungen sichtbaren Netzwerk (*nn*) abgehen und in gestrecktem Verlaufe der Explosionsöffnung zustreben. Um diese Stelle herum scheinen sie einen festen Ring (Fig. 35 u. 36 *r*) zu bilden, an dessen einer Stelle der verhältnismäßig ansehnliche Cnidocilapparat sich befindet. Alle Stränge verlaufen immer innerhalb des Plasmas des Cnidoblasten, so daß sie nichts mit der die Kapsel umhüllenden Membran zu schaffen haben, die nur als strukturlose Hülle den Cnidoblasten gegen die Kapsel abschließt. In Fig. 36, wo der Schnitt nur einen Teil des oberen Cnidoblastenrandes getroffen hat, ist diese Membran deutlich wahrnehmbar (Fig. 36 *mu*). Am besten werden vielleicht die Verhältnisse zwischen Maschenwerk und den eben beschriebenen Strukturen durch Fig. 37 erläutert. Diese entspricht einem Schnitt, der durch den

Teil eines Cnidoblasten, wie Fig. 35 ihn darstellt, in der Richtung der punktierten Linie *l* geführt ist. Die beiden gegenüberliegenden Wände des Cnidoblasten würden natürlich im Leben der vom Schnitt nicht getroffenen Kapsel direkt anliegen. Jederseits von *a—b* erstreckt sich das vorhin beschriebene Netzwerk. Dann erfährt der Cnidoblast eine Biegung um 90°: von diesem Punkte *b—c* zeigt sich die regelmäßige fibrilläre Struktur, die man in Fig. 35 u. 36 von oben sieht. In Fig. 38 habe ich das Stück eines Cnidoblasten gezeichnet, das in Fig. 37 von den beiden Linien *l* eingeschlossen ist. Bei *b* sind schon die radiären Streifen, die als blaue Punkte erscheinen, angeschnitten worden, dagegen sind an der gegenüberliegenden Seite bei *a* nur die Wände der Bildungszelle mit dem Netzwerk getroffen worden. Ob letzteres nun direkt in die radiären Fasern übergeht oder ob diese getrennt von ihm entstandene Fibrillen vorstellen, wird sich wohl nur sehr schwer entscheiden lassen. Wir haben in den Streifen des obern Cnidoblastenabschnitts bei *Pennaria* dieselben Strukturen vor uns, die uns die eine Nematocystenform von *Veella* und 2 von *Tubularia* im Umkreise ihres Entladungspoles zeigen.

Der Bau des Cnidocilapparats der Macrocniden wird durch den Vergleich der Figg. 35 u. 37 klar. In Fig. 35 sehen wir ihn von oben: wir erkennen, daß er scheinbar eine unvollkommen geschlossene Röhre bildet, in deren Mitte ein solider Strang (*mf*), aufwärts steigt. Würden wir die Spitze des reizleitenden Apparats einstellen, so würden wir keine Röhre mehr erblicken, sondern einzig und allein die mittlere Faser als Punkt wahrnehmen. In Fig. 37 ist der Cnidocilapparat (*cn*) in seiner gesamten Breitenausdehnung zu übersehen. Die Zeichnung zeigt uns, daß an seinem Aufbau eine größere Anzahl feinsten Stäbchen beteiligt sind, die in dem Dache des Cnidoblasten ihren Ursprung nehmen und ebenso verlaufen wie die gleichen Elemente an den Bildungszellen der vorhin besprochenen Cnidarier.

Als wichtigstes Resultat dieser Untersuchungen ergibt sich, daß an den großen und mittlern Nematocysten von *Pennaria* — an den beiden andern Formen von Nesselorganen konnten in betreff dieses Punktes wegen ihrer Kleinheit keine Ergebnisse erzielt werden — mit Hämatoxylin sich imprägnierende Stränge innerhalb des Cnidoblasten vorkommen. Die Natur dieser Gebilde ist von den verschiedenen Autoren auch verschieden gedeutet worden. Daß die Stiele der Cnidoblasten wegen ihrer optischen Eigenschaften und

ihres Verhaltens zu den Farbstoffen der Stützlamelle ähnlich sein sollen, wie HAMANN (26) und nach ihm IWANZOFF (30) annehmen, ist an und für sich nicht genügend begründet. Dem Fortsatze allein aus dem Grunde, weil er sich an der Stützlamelle inseriert, seine muskulöse Natur abstreiten zu wollen, würde wohl auch zu weit führen. Das Plasma, das den Ausläufer der Cnidoblasten bildet, ist genau das gleiche, das auch die Kapsel umhüllt, also auf keinen Fall kontraktile, besonders differenzierte Substanz. Daß also der Cnidoblastenstiel als Ganzes sich selbständig kontrahieren kann, glaube auch ich nicht, wohl aber wird er sich nach dem Zusammenziehen des in seinem Innern verborgenen axialen Stranges verkürzen können.

Ich nehme also an, daß der axiale Strang, sei es als scheinbar einfache Faser im Cnidoblastenausläufer der Microcniden, oder als parallele Fibrillen im Cnidoblastenstiel der Macrocniden, ein muskulöses Element repräsentiert, sowohl wegen seines optischen Verhaltens als auch besonders wegen seines für Muskelfasern typischen Tinktionsvermögens.

#### IV. *Hydra* L.

##### 1. Die 4 verschiedenen Arten der Gattung *Hydra* und ihre Unterscheidung.

Bevor ich die Beschreibung der Nesselzellen der Süßwasserpolyphen vornehme, möchte ich, entsprechend dem Beispiel einiger meiner Vorgänger, auf unsere so oft beschriebenen und doch wohl nicht mit Sicherheit festgestellten *Hydra*-Arten eingehen. Es ist dies um so notwendiger, als neuerdings die für den nicht histologisch Gebildeten immerhin wichtigen äußern Kennzeichen arg vernachlässigt wurden und mir überdies durch das genaue Studium der Nesselkapseln neue Merkmale an die Hand gegeben sind, die auch den strengsten Anforderungen an die Artunterscheidung genügen dürften. Mit Hilfe dieser Kennzeichen gelang es mir, eine 4. Hydren-Art, die schon lange als überhaupt nicht existierend angesehen wurde, nunmehr einwandfrei als sichere Species nachzuweisen.

TREMBLEY (65), der Entdecker der Hydren, unterschied 3 verschiedene Polypenarten, und zwar nennt er sie le polype verd, le polype de la seconde et le polype de la troisième espèce, und gibt von jeder Species eine sehr exakte Beschreibung. An ihm schloß sich RÜSEL v. ROSENHOF (50) an, indem er einen grünen Polypen



mit langen hörnerförmigen Armen und als neue Art den blassen strohgelben Polypen mit kurzen hörnerförmigen Armen unterschied. Unabhängig von RÖSEL scheint SCHÄFFER (52) auch den von letztem angegebenen blassen Polypen untersucht zu haben. In seiner ersten Arbeit vom Jahre 1754 unterscheidet er nur langarmige Schwanzpolypen, halblangarmige und kurzarmige Polypen. Wie aus seinen weitern Ausführungen hervorgeht, ist die von ihm untersuchte kurzarmige Polypengattung nicht mit dem von TREMBLEY (63) und RÖSEL (50) beschriebenen grünen Polypen identisch, denn an SCHÄFFER's kurzarmigen Hydren trat die grüne Färbung, die von dem Schweizer Forscher und von RÖSEL als für den grünen Polypen konstant angegeben wurde, nur periodisch auf und wurde dann wahrscheinlich nur durch verschlungene grüne Tiere hervorgerufen. Danach kann der kurzarmige Polyp SCHÄFFER's nur mit dem blassen Polypen RÖSEL's identisch sein. In einer spätern Arbeit (53) hat SCHÄFFER dann auch die Auffindung der 4. Species, des grünen Polypen, bekannt gegeben und ihn genau beschrieben. Die von RÖSEL und SCHÄFFER zuerst aufgefundene neue Polypenart soll dann von PALLAS im Jahre 1766 wieder behandelt worden sein. Leider war mir die Arbeit dieses Autors nicht zugänglich. Von nun an wird der blass strohgelbe Polyp RÖSEL's in der Literatur nur noch nebenbei erwähnt, von vielen Autoren wird überhaupt seine Existenz in Frage gezogen. Da die von den ältern Forschern hauptsächlich herangezogenen rein äußern Unterscheidungsmerkmale allzu sehr auch von äußern Einflüssen wie Temperatur, verschiedenfarbige Nahrung usw. abhängen, also nicht für alle Fälle zuverlässig sind, suchte man nach andern Kennzeichen. Solche wurden von MERESCHKOWSKY (44) und vor allem von HAACKE (23) in der verschiedenen Anlage der Tentakel an den jungen Knospen aufgefunden. Der letztere unterschied danach eine *Hydra viridis*, *Hydra tremblei* und *Hydra roeseli*. Die Art und Weise der Tentakelbildung an der ersten Gattung wurde von ihm nicht in den Kreis seiner Untersuchungen hereingezogen, dagegen konstatierte er, daß bei *Hydra tremblei* alle Arme, bei *Hydra roeseli* nur 2 einander gegenüberliegende Tentakel zu gleicher Zeit an den jungen Knospen hervorsprossen.

HAACKE's *Hydra tremblei* entspricht dem oraniengelben Polypen mit langen hörnerförmigen Armen RÖSEL's, und *Hydra roeseli* dem braunen Polypen mit langen hörnerförmigen Armen desselben Forschers. Für die *Hydra tremblei* finden wir jetzt auch noch die Bezeichnung

*Hydra grisea*, für die andere *Hydra fusca*. Zur selben Zeit beschrieb ASPER (2) eine in den Engadiner Seen gefundene ziegelrot gefärbte *Hydra* als neue Art unter dem Namen *H. rhadica*. 3 Jahre später machte JIKELI (32) auf andere Unterscheidungsmerkmale aufmerksam; er bewies, daß nach der Form der verschiedenartigen Nesselorgane sich 3 Süßwasserpolyphenarten unterscheiden lassen, die er bezeichnet als *Hydra viridis*, *vulgaris* und *grisea*. Demgegenüber glaubte NUSSBAUM (49), daß die von TREMBLEY und RÖSEL angegebenen Charakteristika zur Identifizierung der einzelnen Polyphen-species vollauf genügen, und stellte danach 4 Arten, *viridis*, *grisea*, *fusca* (*vulgaris* JIKELI) und *attenuata* (PALLAS) auf, zog aber auch die Existenz der letztern Species in Zweifel. SCHNEIDER (54) unterschied 3 verschiedene Arten, nahm aber auch mit JIKELI an, daß zur Bestimmung der Species vor allem der anatomische Befund herangezogen werden müsse. Noch ein anderes Unterscheidungsmerkmal wurde von BRAUER (4) aufgefunden. Dieser Forscher beschrieb nach der Form des Eies und dem Bau der Schale außer der allgemein anerkannten *Hydra viridis* 3 Arten und zwar *fusca*, *grisea* und *Hydra sp.*, läßt aber die Frage, ob man in letzterer eine neue Species erblicken soll, noch unentschieden. Nach ihm ist diese Art jedoch nicht identisch mit dem blassen, strohgelben Polypen RÖSEL's. Dagegen behauptete DOWNING (16) mit Bestimmtheit das Vorhandensein einer hermaphroditen Form *Hydra fusca* und einer getrenntgeschlechtlichen, die er mit dem Namen *Hydra dioica* belegt. Außerdem läßt er als Species *Hydra grisea* und *viridis* gelten. R. HERTWIG (28) nimmt in seiner Arbeit über „Knospung der Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*“ einen entgegengesetzten Standpunkt ein und weist nach, daß es allein schon durch Kältewirkung möglich ist, *Hydra fusca* nur zur Erzeugung von einerlei Geschlechtsprodukten, und zwar von Hoden, zu veranlassen.

Die ältesten Autoren, wie TREMBLEY, RÖSEL und SCHÄFFER, betrachteten die Farbe der Polypen als eine ziemlich konstante Eigenschaft, mit deren Hilfe sich die einzelnen *Hydra*-Arten ihrer Meinung nach sehr gut voneinander trennen lassen. Doch machten sie schon die Erfahrung, daß die Färbung, abgesehen von der des grünen Polypen, in hohem Maße von der aufgenommenen Nahrung abhängig ist. Die Körpergestalt, die vor allen von RÖSEL zur Bestimmung der Arten herangezogen wurde, ist gleichfalls von der verschlungenen Beute abhängig. Wie sieht nicht eine *Hydra* aus, die ein sie selbst an Größe übertreffendes Tier, sei es nun eine besonders große Daphnide,

eine *Nais* oder eine *Corethra*-Larve, verschlungen hat? Wer kann an einem solchen unförmlichen, die Umrisse der in dem Gastralraum befindlichen Beute undeutlich nachahmenden Klumpen, bestimmen, um welche *Hydra*-Species es sich hier handelt? Während der durch mehrere Stunden sich hinziehenden Verdauung der aufgenommenen Nahrung sind auch die Tentakel fast ganz eingezogen, so daß man deren wahre Länge und damit eventuell auch die Polypengattung nicht feststellen kann. Überhaupt kann meiner Meinung nach die Länge der Tentakel, wenn sie auch bei einiger Übung eine genaue Identifizierung des betreffenden Polypen ermöglicht, als Unterscheidungsmerkmal erst in zweiter Linie in Betracht kommen, weil sie zu sehr von dem jeweiligen Zustande der *Hydra* abhängig ist und außerdem Vergleichsmaterial voraussetzt. Sie mag vielleicht für den Laien zur Erkennung und Unterscheidung der Polypenarten ihre Berechtigung haben, vor einer eingehenden wissenschaftlichen Prüfung muß sie jedoch ihre Bedeutung verlieren. Die Lichtempfindlichkeit, die nach NUSSEBAUM's Angaben (49) *Hydra viridis* besonders auszeichnet, kann überhaupt nicht als Unterscheidungsmerkmal dienen, denn nach meinen Untersuchungen wendet sich jede Polypenspecies, sei sie nun grün oder grau, die eine mehr, die andere weniger, den belichteten Stellen zu. Anders verhält es sich mit dem von MERESCHKOWSKY (44) und HAACKE (23) aufgefundenen Erkennungsmittel. Dieses muß jedoch versagen, wenn, wie in der kalten Jahreszeit, die Knospung unterdrückt und durch die Erzeugung von Geschlechtsprodukten ersetzt ist. Umgekehrt sind die von BRAUER (4) und DOWNING (13) angegebenen Kennzeichen für die einzelnen *Hydra*-Species, nämlich die verschiedene Form der Eier und die Struktur der Schale, nur im Winter zu studieren. Wenn sich auch wohl nach der HAACKE'schen oder BRAUER'schen Methode eine *Hydra*-Art genau bestimmen läßt, so erfordert sie jedoch einen viel zu großen Aufwand an Zeit und Material. Man ist also vor die Notwendigkeit gestellt, nach andern konstanten Unterscheidungsmerkmalen zu suchen, mit deren Hilfe sich eine Bestimmung sofort und ohne Schwierigkeit ausführen läßt. Als solches darf wohl, wie überall in Zweifelfällen, nur der histologisch-anatomische Befund in Betracht kommen, weil er an jedem Tiere und zu jeder Zeit ausführbar ist und einzig und allein vollkommen unanfechtbare Resultate zu liefern vermag, vorausgesetzt, daß wir überhaupt verschiedene Arten unter unsern Süßwasserpolyphen unterscheiden können. Es ist das Verdienst JIKEL's (32), darauf aufmerksam gemacht zu haben,



daß die verschiedene Form der Nesselorgane ein vorzügliches Unterscheidungsmerkmal der *Hydra*-Species abgibt. JIKELI hat auch die Nesselorgane von *viridis*, *vulgaris* und *grisea* nebeneinander abgebildet. Seine Zeichnungen sind, was die Größen- und Formverhältnisse anbelangt, wohl ziemlich genau, sonst aber hinsichtlich der im Innern der Kapseln gelegenen Teile, die auch je nach der Art einen bestimmten Bau zeigen, nicht ganz einwandfrei. Ich glaube, JIKELI's Untersuchungen in einzelnen Punkten ergänzen und nach mehreren Seiten hin erweitern zu können.

Als ich im Verlaufe meiner histologischen und biologischen Untersuchungen mich im Wintersemester 1907—1908 näher mit den Süßwasserpolyphen zu beschäftigen anfang, konnte ich nach JIKELI's Zeichnungen und Angaben außer der durch ihre grüne Farbe gekennzeichneten *Hydra viridis* 2 braune Polypenarten unterscheiden und zwar *Hydra fusca* — weil diese Bezeichnung die ältere ist, ziehe ich sie mit SCHNEIDER (54) dem von JIKELI gewählten Speciesnamen *vulgaris* vor — und *Hydra grisea*. Der Vollständigkeit halber werde ich auch den rein morphologischen Merkmalen beider Gattungen einige Worte widmen.

Wie schon von TREMBLEY, RÜSEL u. A. angegeben wurde, ist das letzte untere ausnehmend blasse Drittel des Mauerblattes von *fusca* auffallend dünn, so daß sie es mit einem Schwänzchen vergleichen zu können glauben (Fig. 39a). Dann verbreitet sich das Mauerblatt um ein Beträchtliches, nimmt eine braune Färbung an und verjüngt sich dann unterhalb der Proboscis wieder etwas. Die ganze Gestalt von *Hydra grisea* ist viel gedrungener und ihr Körper (Fig. 40) fast überall gleichmäßig braun gefärbt. Enthält der Gastralraum keine Nahrung, so ist das Mauerblatt von der Fußscheibe bis zur Proboscis gleichmäßig dünn und undurchsichtig und zeigt nur in der mittlern Partie eine kaum sichtbare Verbreiterung, die sich niemals gegen den untern Abschnitt so scharf abhebt wie bei *fusca*. Die Anzahl der Tentakel ist bei *fusca* außerordentlich variabel; sie kann an einzelnen degenerierten Exemplaren auf 2 oder 3 heruntergehen, während alle Exemplare von *grisea*, von wenigen Ausnahmen abgesehen, 6—8 Arme ihr eigen nennen. Dann ist *fusca* vor allen andern *Hydra*-Arten durch die wirklich erstaunliche Dehnbarkeit ihrer Tentakel ausgezeichnet, die sie so weit auszustrecken vermag, daß man das Ende der oft mehrere Zoll langen Arme mit bloßem Auge überhaupt nicht mehr wahrnehmen kann. Bei *grisea* erreichen die vollkommen ausgedehnten



Tentakel höchstens eine Länge von 2—3 cm, so daß sie auch in diesem Zustande nicht viel länger als der gestreckte Körper dieser *Hydra*-Art sind. *Hydra fusca* angelt häufig mit jedem einzelnen in steter Bewegung begriffenen Tentakel nach einer verschiedenen Richtung hin. *Hydra grisea* dehnt ihre nur leicht gekrümmten Arme alle nach einer und derselben Richtung aus, die entweder der Längsachse des Polypen parallel liegt (Fig. 40), so daß man das Mauerblatt einer derartig ausgestreckten *Hydra* mit dem Stiele und ihre Tentakel mit den Stahlstangen eines übergeklappten Regenschirmes vergleichen möchte; oder sie hält ihre Fangarme so, daß sie alle in einer zur Längsachse des Körpers senkrechten, durch die Proboscis gelegt gedachten Ebene zu liegen kommen. *Hydra fusca* dagegen läßt, an einer Gefäßwand sitzend, bald ihre Arme nach dem Boden des Behälters hin fallen, bald sucht sie in der Nähe des Wasserspiegels befindliche Tiere mit ihnen zu erhaschen (Fig. 39b). Eine derartige Haltung der Tentakel wird man an einer *grisea* niemals bemerken. Aus der geringen Länge der Arme von *grisea* folgt auch, daß sie selten die schlangenförmigen Krümmungen, die an den Tentakeln von *fusca* die Regel bilden, zeigen werden. Ein bis jetzt noch nicht genügend beachtetes Unterscheidungsmerkmal beider *Hydra*-Species ist folgendes: Bei *fusca* ist die Proboscis in der Regel nur eine geringe kuppentörmige Erhöhung (Fig. 39a u. b), während sie normalerweise bei *grisea* sich zu einem an der Spitze etwas abgerundeten Kegel auszieht (Fig. 40).

Im Sommer 1908 fand ich nun einzelne Hydrenindividuen (Fig. 41, 44), die schon, nach den äußern Merkmalen zu urteilen, mit keiner der beiden vorhin erwähnten Arten sich vereinigen ließen, doch im ganzen größere Ähnlichkeit mit *grisea* hatten, so daß ich sie zuerst für eine vielleicht durch besondere Existenzbedingungen erzeugte Varietät von *grisea* hielt, bis mich die genaue mikroskopische Untersuchung bald eines Bessern belehrte. Ihre auffallend blasse Färbung erinnerte mich an den blassen strohgelben Polypen, den RÖSEL (50) als besondere Species beschrieben hatte, der aber in neuerer Zeit als nicht existierend angesehen wird. RÖSEL gibt außer der Färbung als Hauptmerkmal seines neuen Polypen an, daß er gegen sein hinteres Ende immer nach und nach dicker werde, dagegen am vordern Ende dünner sei. Diese Eigentümlichkeit zeigten auch meine Hydren, besonders dann, wenn sie sich etwas kontrahiert hatten; hatten sie sich jedoch zu ihrer vollen Länge ausgedehnt, so war der Unterschied zwischen dem Umfang des distalen und dem

des proximalen Abschnitts des Mauerblattes nicht so prägnant, wie es auch die Abbildungen, die RÖSEL von vollkommen ausgestreckten Polypen dieser Art hergestellt hat, richtig wiedergeben. Als weitere Charakteristika des blassen Polypen führt RÖSEL an: „Die hörnerförmigen Arme, welche an dieser wie an den übrigen Arten, in einem Kreis am Kopfe herum sitzen, und deren man selten sieben, öfters viere, fünf bis sechs zählt, dahingegen andere derselben achte, neune, zehne und wohl mehrere haben, kann sie niemalsen länger als ihren eigenen Leib ausstrecken; deswegen aber hab ich sie in der Aufschrift den Polyp mit kurzen Armen genannt.“

Auch hierin stimmten die von mir aufgefundenen Hydren mit RÖSEL's blassen Polypen überein, so daß ich annehmen muß, die von diesem Forscher zuerst beschriebene, später aber angezweifelte Hydrenspecies wieder aufgefunden zu haben. Daß nicht allein die morphologischen Verhältnisse für die Aufstellung einer 4. *Hydra*-Species sprechen, wird man später sehen, zunächst möchte ich hier noch auf einige rein äußere Kennzeichen der 3 grauen Formen zurückkommen.

Die Figg. 39—41 geben die 3 grauen *Hydra*-Arten in der Stellung wieder, die sie gewöhnlich zum Fange einer Beute einnehmen, und werden wohl besser als Worte zur Erklärung der Unterschiede der vollkommen ausgestreckten Tiere dienlich sein. In Fig. 42—44 sind die verschiedenen Species in stark kontrahiertem Zustande abgebildet. Reizt man eine lebenskräftige *Hydra fusca*, so werden gewöhnlich die Tentakel, die einen mehr, die andern weniger, an die Proboscis herangezogen (Fig. 42), doch können degenerierte Individuen dieser Gattung ihre Arme noch stärker verkürzen. Immer wird man jedoch eine *fusca* als solche an dem scharfen Absatze der obern Partie des Mauerblattes gegen die untere erkennen können, was am zusammengezogenen Tiere erst recht auffällig ist (Fig. 42). *Hydra grisea* hat viel kürzere Tentakel als *fusca*, kann diese also auch weiter einziehen und gibt dann das in Fig. 43a dargestellte Bild. Auch in kontrahiertem Zustande haben ihre Arme die gleiche Länge wie das Mauerblatt, wohingegen die Tentakel einer zusammengezogenen *Hydra fusca* stets noch länger sind als der Körper. *Hydra grisea* zeigt insofern auch ein merkwürdiges Verhalten, als sie, besonders beim Herausholen mittels einer Pipette, oft die Arme gänzlich zurückschlägt, so daß diese dann dem Körper fast seitlich anliegen (Fig. 43b). Beim blassen Polypen ist das Mauerblatt im Verhältnis einer größern Ausdehnung fähig als die Arme

(Fig. 41a, b). Trotzdem kann es sich soweit zusammen ziehen, daß der ganze Polyp zu einem rundlichen Schleimklümpchen zusammenschrumpft (Fig. 44a, b). Von allen 3 grauen Hydrenspecies kann der blasse Polyp seine Tentakel am stärksten verkürzen (vgl. vorsteh. Fig.). Als Besonderheit der eingezogenen Arme erwähne ich die beträchtliche Breite ihres untern Abschnitts und daraus resultierend ihre etwas lanzettförmige Gestalt (Fig. 44). Für die kontrahierte blasse *Hydra* ist, wie ich schon ausführte, die kuglige Auftreibung der oberhalb des Fußblattes gelegenen Körperpartie besonders charakteristisch.

Wie ein Vergleich der Figg. 39—41 zeigt, hat *Hydra grisea* von allen 3 Gattungen die größte Proboscis. Während wir aber bei *fusca* noch eine kleine hügelförmige Erhebung konstatieren konnten, ist beim blassen Polypen eigentlich nichts von einer Proboscis mehr zu bemerken, worauf auch folgende Bemerkung RÖSEL's hindeuten scheint: „Zwischen diesen Armen ist mitten darinnen, wie bei den übrigen Polypen dieser Gattung, am Teil, den man ihren Kopf nennt, der Mund, welchen man aber alsdann erst am besten gewahr wird, wenn der Polyp etwann ein Wasserinsect verschlucket.“ Infolge des besondern Baues und der Einschlüsse der entodermalen Zellen in der Umgebung des Proboscis erhält bei *grisea* und *fusca* letztere gewöhnlich einen dunklen Kontur den wir beim blassen Polypen vermissen.

Was nun die blasser Farbe der fraglichen *Hydra*-Species anbelangt, so ist diese nicht so konstant, wie man nach der Beschreibung RÖSEL's annehmen sollte. Solange sich der blasse Polyp noch an seinem ursprünglichen Aufenthaltsorte befindet, zeigt er auch die eigenartige schmutziggelbe Färbung, die auch *grisea* und *fusca* auszeichnet, wenn auch um eine Nuance heller (Fig. 41). Hat man ihn aber längere Zeit in einem Gefäße gehalten, so wird er bald vollkommen blaß, aus dem einfachen Grunde, weil er unter diesen veränderten Lebensbedingungen die ihm zusagende Nahrung nicht bekommen kann. Denn während *grisea* und vor allem *fusca* mit allen möglichen kleinen und großen Tieren vorlieb nehmen, ist der blasse Polyp, der trügste und unbeholfenste aller 3 Species, auf ganz kleine Krebschen angewiesen, die ihm an seinem neuen Aufenthaltsorte gewöhnlich nicht zu Gebote stehen.

Doch würden diese morphologischen Unterschiede aus oben angeführten Gründen nicht zur Aufstellung einer neuen *Hydra*-Species genügen, wenn nicht auch die histologische Untersuchung bei den



verschiednen Arten Besonderheiten in den einzelnen Gewebsteilen feststellen könnte. Sicher ist, daß Ectoderm und Entoderm mit ihren einzelnen Bestandteilen bei den 3 Polypenformen in ihrem Bau gewisse Verschiedenheiten zeigen. Die Beschreibung dieser Unterschiede würde mich jedoch zu weit vom Thema meiner Arbeit abbringen. Ich behalte mir jedoch vor, später ausführliche Untersuchungen hierüber anzustellen.

Vor allem interessieren uns hier die Nesselkapseln. Nicht sie allein, sondern die Stellen, an denen sie sich zusammengelagert haben, die sogenannten Nesselbatterien, lassen schon bezüglich der Besetzung mit den einzelnen Nematocysten und deren Verteilung bei allen 3 Species Verschiedenheiten erkennen. Ich muß vorweg nehmen, daß jede *Hydra*, gleichgültig, welcher Species sie angehört, 4 verschiedene Arten von Nesselorganen besitzt. Wir finden in den Nesselbatterien große birnförmige Kapseln, 2 verschiedene Arten — eine große und eine kleine — von zylindrischen Cniden und kleine birnförmige Kapseln. Bei *Hydra fusca* ist die Zahl der in den Nesselwülsten vorhandenen Cnidocysten am kleinsten. Die Batterien, die sich von der Mitte des Tentakels bis an dessen Spitze hin erstrecken — an der Basis des Tentakels sind die einzelnen Batterien noch nicht scharf voneinander gesondert —, haben gewöhnlich 1—4 große Cniden, 2—3 große zylindrische, 1—2 kleine zylindrische und 3—4 kleine birnförmige Cniden aufzuweisen. Bei *Hydra grisea* und beim blassen Polypen sind alle Arten von Nesselkapseln zahlreicher vorhanden. Bei der ersten Species treffen wir in normal besetzten Batterien neben der in der Einzahl vorhandenen großen, birnförmigen Nesselkapsel noch eine kleinere, sonst aber gleichgebaute Varietät dieser Cniden-Art ebenfalls in der Einzahl an. Außerdem zählen wir in den einzelnen Muskelfeldern 1—4 große zylindrische, 1—3 kleine zylindrische und 20—40 kleine birnförmige Nesselkapseln. Dieselbe Anzahl der letztern Cnidenform finden wir auch in den Batterien des blassen Polypen, wie auch die Zahl der vorhandenen großen und kleinen zylindrischen Nematocysten ungefähr die gleiche ist wie bei *grisea*. Obwohl auch der blasser Polyp 2 Varietäten der großen birnförmigen Kapseln aufzuweisen hat, trifft man in der Mitte der Nesselwülste auf den Tentakeln ausnahmslos nur die große Abart an. Die kleine konnte ich auf den Armen nur selten, wohl aber häufiger am Mauerblatte nachweisen. Man findet natürlich nicht in allen Batterien die angegebene Zahl von Nesselapparaten. Es fehlen besonders häufig bei ihrer relativ geringen Anzahl die großen birn-



förmigen und kleinen zylindrischen Kapseln, weil gerade sie außerordentlich leicht entladen werden, oder auch schon vorher, sei es zur Verteidigung, zum Beutefang oder zur Fortbewegung verwandt, und, sobald sie ihren Zweck erfüllt hatten, aus ihrem Zellverbände ausgestoßen oder herausgerissen wurden.

Bei *Hydra fusca* ist in den Batterien eine regelmäßige Anordnung der einzelnen Nesselkapseln gegeneinander nicht zu erkennen, was wohl zum Teil auch auf ihre kleine Zahl zurückzuführen ist. Dagegen nehmen bei *grisea* und dem blassen Polypen die großen Kapseln stets die Mitte der Nesselwülste ein. Um diese herum gruppieren sich die andern Cniden. Doch unterscheiden sich die beiden zuletzt angeführten Polypenspecies wieder in der Stellung der übrigen kleinen Nematocysten zueinander. Bei *grisea* liegen die großen zylindrischen Kapseln unregelmäßig in den Nesselwülsten verteilt, während sie bei der blassen *Hydra*-Species in der Regel sich mit Zwischenräumen um die große birnförmige Cnide gruppieren. Das kleine zylindrische Organ liegt bei *grisea* meistens neben einer der beiden großen birnförmigen Kapseln und kann sogar, wenn diese fehlen, die Mitte einer Batterie innehaben. Bei dem blassen Polypen befindet sich die kleine zylindrische Kapselform eigentlich konstant neben einer der großen zylindrischen Nesselorgane, aber dem Rande der Batterie zugewandt, so daß sie von den großen Cniden durch andere Kapseln getrennt ist. Den Hauptbestandteil der Nesselbatterien aller *Hydra*-Arten bilden, wie ich schon erwähnte, die kleinen birnförmigen Nematocysten, die zerstreut zwischen den andern Kapselarten liegen. Aus dem eben Gesagten geht schon hervor, daß das Bild, welches der Tentakel einer *Hydra* bei schwacher Vergrößerung gewährt, je nach dem mehr oder minder zahlreichen Vorhandensein von Nesselorganen, ein typisches Gepräge erhalten muß. Zwischen *grisea* und dem blassen Polypen sind diese Unterschiede nicht so prägnant, doch kann man, auf das oben Angeführte achtend, mit Leichtigkeit *Hydra fusca* von den andern beiden Arten trennen.

Mit der geringen Anzahl der auf dem Tentakel von *fusca* vorkommenden Cniden hängt auch die Durchsichtigkeit der Arme dieser Species zusammen, die bei ihr wie bei keiner andern Gattung das Studium der entodermalen Geißelzellen und des sogenannten Säfte- laufs, der „mouvement péristaltique“ TREMBLEY's, gestattet. Ich will an dieser Stelle erwähnen, daß im Innern der Tentakel nicht allein die bekannten rundlichen Körperchen, sondern zwischen ihnen auch die Entwicklungsstadien von Nesselkapseln aller Arten hin- und

hergeschleudert werden. Ob das Vorkommen von Cniden innerhalb des Gastralraumes und Hohlraumes der Tentakel schließen läßt auf ein Wandern derselben vom interstitiellen Zellenlager aus durch die Stützlamelle und das Entodern hindurch in den Gastralraum, von hier aus in den Hohlraum der Tentakel und dann wieder durch die entodermalen Zellen und die Lamelle hindurch an die Verbrauchsstelle, lasse ich dahingestellt.<sup>1)</sup>

Was die Verteilung der Cniden an den übrigen Abschnitten des Polypenkörpers anbelangt, so erwähne ich, daß sonderbarerweise gerade der blasser Polyp durch das zahlreiche Vorkommen von Cniden an allen Regionen ausgezeichnet ist. Bei *fusca* fehlen vor allem im untern blassen Drittel des Mauerblattes, dem „Schwänzchen“ der ältern Autoren, die Nesselorgane fast vollständig. Bei *grisea* tritt die kleinere Abart der großen birnförmigen Cniden und die große zylindrische Nesselkapsel schon zahlreicher am distalen Ende des Mauerblattes auf; bei lebenskräftigen blassen Polypen hingegen ist es mit Cniden wie übersät, von denen die große zylindrische Form die andern an Zahl weit überwiegt. An dieser Polypenart kann man auch das Vorkommen von Nesselapparaten zwischen den ectodermalen Secretzellen, die das Fußblatt des Polypen ausmachen, konstatieren, wohingegen man bei *grisea* und *fusca* vergebens in dieser Region nach Nematocysten suchen wird.

Schon die eben beschriebenen Besonderheiten im Verein mit den morphologischen Merkmalen würden wohl die Aufstellung einer neuen *Hydra*-Art zur Genüge rechtfertigen, doch werde ich im folgenden noch andere Beweise hierfür zu erbringen versuchen.

Wie schon gesagt, haben wir an jeder Polypenspecies 4 verschiedene Formen von Nesselapparaten zu unterscheiden. In Fig. 45a—c habe ich nun die ruhenden großen birnförmigen Cniden, wie wir sie bei *fusca*, *grisea* und der blassen *Hydra* vorfinden, bei gleicher Vergrößerung nebeneinander abgebildet.

Bei *Hydra fusca* ist die in Frage kommende Nesselkapsel am kleinsten (Fig. 45a), dann folgt die von *grisea* (Fig. 45b), bis wir in der des blassen Polypen die größte überhaupt existierende Cnide der *Hydra*-Gattung vor uns haben. Doch muß ich erwähnen, daß

---

1) Erst geraume Zeit nach Fertigstellung meines Manuskripts wurde ich auf eine in den Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 17, 1909 erschienene Abhandlung aufmerksam, in der von HADZI eine derartige selbständige Wanderung der Nesselzellen, auch durch das Lumen des Gastralraumes hindurch, für gewisse Cnidarier nachgewiesen wird.

die Größe der Macrocniden allein als Unterscheidungsmerkmal nicht maßgebend sein kann, weil sie, wenigstens bei *grisea* und der blassen *Hydra*, gewissen Schwankungen unterworfen ist. Dagegen ist die Form des Bläschens und die seiner einzelnen Teile stets für jede Species konstant. So ist die betreffende Cnidocyste von *Hydra fusca* weit eleganter und zierlicher als die der andern beiden Arten (Fig. 45a). Die plumpe Form, die die Macrocnide besonders bei dem blassen Polypen annimmt, wird veranlaßt durch eine bauchige Auftreibung des hintern Kapselendes, während sich auch der vordere mit dem Deckel abgeschlossene Teil nicht so einschnürt wie bei *fusca*, so daß die Kapsel sich der Kugelform nähert. Die entsprechende Cnide von *Hydra grisea* nimmt in bezug auf die eben beschriebenen Verhältnisse eine vermittelnde Stellung ein.

Auch der von allen innern Kapselteilen am meisten in die Augen fallende Stiletapparat hat bei *Hydra fusca* einen feinem Bau aufzuweisen als die gleichen Teile von *grisea* und vom blassen Polypen. Alles Nähere hierüber zeigt ein Vergleich der Fig. 45a—c.

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal bildet die Aufwindungsweise des Fadens um den untern Abschnitt des sogenannten Achsenkörpers. Die Länge des ausgeschleuderten Nesselschlauches der großen Cnidocysten unserer 3 grauen *Hydra*-Arten ist ungefähr die gleiche. Bei *fusca* muß also der lange Nesselschlauch in der ruhenden Kapsel in einem kleinen Raume untergebracht werden. Daher ist in ihr von den einzelnen Fadenwindungen nichts zu bemerken; der zu einer dichten Knäuelmasse zusammengedrückte Nesselfaden erweckt fast den Eindruck einer körnigen Secretmasse, durch ihn wird meistens die Basis der Stilete der Beobachtung entzogen. Bei der Cnide von *grisea* sehen wir die einzelnen Fadenschleifen schon deutlicher, weil sie zu ihrer Ausdehnung einen größern Raum zur Verfügung haben, jedoch füllen sie noch einen beträchtlichen Teil des untern Kapselabschnitts aus. Beim blassen Polypen fallen die Windungen des Fadens, die den Achsenkörper in weiten Ringen umgürten, bei der Betrachtung einer noch nicht entladenen Cnide kaum noch auf, denn ihre Spiralwindungen haben voneinander verhältnismäßig weite Abstände.

Könnten uns schon die Macrocniden im Ruhestadium gewisse Unterschiede zeigen, so müssen wir auch an den explodierten Fangapparaten, je nach der Art, besondere Strukturverhältnisse antreffen können. In Fig. 46a—c habe ich die ausgestülpten großen birnförmigen Cniden der 3 grauen Polypenarten nebeneinander gezeich-



net. Die Kapsel von *Hydra fusca* fällt wieder im Vergleich mit denen der beiden andern Arten durch ihren zierlichen Bau auf. Nicht allein das Bläschen selbst, sondern auch der schmale Achsenkörper mit dem ganz allmählich in den Faden übergehenden konischen Zwischenstück sowie die schwächtigen, in eine feine Spitze ausgezogenen Stilete: alles ist außerordentlich zart gebaut. An seinem untern Ende ist das Bläschen von *Hydra fusca* stets zugespitzt (Fig. 46a). Bei *Hydra grisea* nimmt die explodierte Macrocnide härtere Formen an. Die äußere Kapselmembran wird mächtiger und rundet sich am untern Pole mehr ab, läßt aber doch noch eine wenn auch kleine Spitze erkennen. Dem massigern Bau des Bläschens entsprechend, sind auch die andern Kapselteile, wie Halsstück, Stilete, Härchen, viel derber als an der schön gebauten korrespondierenden Cnide von *fusca* (Fig. 46b). Die Form der ausgeschnellten Macrocnide des blassen Polypen ist nicht mehr elegant zu nennen. Wie Fig. 46c zeigt, rundet die mächtige äußere Hülle das Bläschen am untern Ende ab, ohne daß sie die für *grisea* und *fusca* charakteristische Spitze bildet. Auch der Achsenkörper mit seinen einzelnen Teilen zeigt viel plumpere Form als die entsprechenden Elemente bei *fusca* und *grisea*.

Das charakteristischste und untrüglichste Unterscheidungsmerkmal aller 3 *Hydra*-Arten ist uns in der Form und in sonstigen Eigenheiten der großen zylindrischen Nesselkapseln gegeben. Fig. 47a—c zeigt sie von den grauen *Hydra*-Arten im ruhenden Zustande nebeneinander bei derselben Vergrößerung. *Hydra fusca* besitzt als große zylindrische Kapsel eine längliche, an der einen Seite gewöhnlich etwas eingebuchtete und dadurch fast nierenförmige Cnide, die an Länge den großen birnförmigen Kapseln häufig gleichkommt, ja sie noch darin übertreffen kann (Fig. 47a). Das wichtigste Moment gibt jedoch die Aufwindungsweise des Fadens im Innern des Bläschens ab. Wir sehen (vgl. d. Fig.) vom Entladungspole aus den Schlauch eine Strecke weit nach unten ziehen, können aber über seinen weitem Verlauf nichts Genaues angeben, weil wir vor den andern daneben- und darüberliegenden keine einzelne Schlauchtour unterscheiden können. Nicht eine einzige dieser Windungen ist, das ist das stets konstante typische Merkmal, jemals zur Längsachse der Kapsel senkrecht gerichtet, der Faden ist in longitudinale Schleifen gelegt, die häufig der Längsachse der Kapsel parallel liegen oder sie unter einem kleinen Winkel schneiden. Auffallend ist ferner, daß die Windungen nicht allein am vordern,



sondern auch am hintern Pole der Kapsel nicht bis an die Wandung des Bläschens herantreten, sondern an diesen Stellen schon eine gewisse Strecke vor der Wandung wieder umbiegen.

Das große zylindrische Nesselorgan von *grisea* (Fig. 47b) hat ungefähr dieselbe äußere Gestalt und Größe. Nur vermissen wir an ihm die Einbuchtung an der einen Seite, so daß es im ganzen rundlicher und symmetrischer gebaut ist als das von *fusca*. Ein typisches Verhalten zeigen die ersten Windungen des Nesselschlauches innerhalb des Bläschens. Man findet etwas unterhalb des Explosionspols der Kapsel immer 4 stark glänzende Schleifen, die in Spiraltouren zur Längsachse der Cnide senkrecht aufgewunden sind (Fig. 47b). Über die Aufwindungsweise des übrigen Schlauchabschnitts ist nichts Genauereres zu erkennen. Es läßt sich nur sagen, daß von einer Regelmäßigkeit der einzelnen Windungen keine Rede sein kann; sie bilden ein wirres Durcheinander, das den ganzen Raum der Kapsel, von der untersten der 4 Querwindungen bis zum untern Bläschenspol, vollkommen einnimmt.

Die Form der entsprechenden Nesselkapseln des blassen Polypen ist von der der Cniden der beiden vorhin erwähnten *Hydra*-Species so abweichend, daß die Bezeichnung zylindrisch nicht mehr paßt, und man sie kaum mit diesen vergleichen könnte, würde nicht durch Zahl und Verteilung dieser Nematocysten innerhalb der Nesselwülste wie auch durch die charakteristische Aufrollung des Schlauches im Bläschen bewiesen, daß es eine den vorhin beschriebenen zylindrischen Cniden von *grisea* und *fusca* analoge Kapsel ist (Fig. 47c). Wir haben eine birnförmige Kapsel vor uns, die unterhalb der Explosionsstelle etwas eingebuchtet ist, wie wir es in gleicher Weise an den kleinsten Nematocysten unserer *Hydra*-Arten wieder vorfinden werden; der untere Abschnitt ist bauchig aufgetrieben, um dadurch Raum für den Nesselschlauch zu schaffen, der hinsichtlich seiner Länge dem Faden der korrespondierenden Cniden von *Hydra fusca* und *grisea* nichts nachgibt. Auch hier finden wir die ersten Touren des Schlauches anders aufgerollt als seinen Endabschnitt. Waren jedoch die 4 ersten Windungen bei *grisea* in der Regel zur Längsrichtung der Kapsel senkrecht gerichtet, so sind sie bei der blassen *Hydra* meistens zu ihr unter einem stumpfen Winkel geneigt. Sie liegen dem Gewirr der übrigen Schlauchwindungen auf, welche den ganzen untern bauchigen Teil der Cnide mit ihrer Masse ausfüllen.

Auch an dem Schlauch der explodierten großen zylindrischen

Nematocysten treten uns bei jeder *Hydra*-Species auch besondere Verhältnisse entgegen:

Für den Faden der großen zylindrischen Nesselkapsel von *Hydra fusca* ist charakteristisch, daß er sich nach seiner Ausstülpung immer in regelmäßige Schlingen legt, wie es die Fig. 48a andeutet und wie es noch besser in Fig. 62 zu sehen ist. Dieses Verhalten ist nur an dem Schlauch von *fusca* zu konstatieren, die Fäden der entsprechenden Kapseln von *grisea* und vom blassen Polypen legen sich wohl auch in Schleifen, doch ist von irgendwelcher Regelmäßigkeit derselben nichts wahrzunehmen. Außerdem ist nur das untere Drittel des in allen Abschnitten gleichmäßig dicken Schlauches von *Hydra fusca* mit, soviel ich sehen konnte, einer Spiralreihe von Härchen besetzt (Fig. 48a).

Der Schlauch der korrespondierenden Nematocyste von *Hydra grisea* (Fig. 48b) verschmälert sich an seinem obern Abschnitt. Die Borsten, die auch hier in Spiraltouren angeordnet sind, sind bedeutend größer als die, welche den Faden von *Hydra fusca* bedecken, scheinen aber auch hier die 2 obern Drittel des Schlauches frei zu lassen.

Beim blassen Polypen ist der Faden des großen zylindrischen Nesselorgans mit besonders langen dichtstehenden Borsten besetzt, die hie außerdem entweder sich verkleinernd bis zum Ende des Fadens erstrecken oder in Spiralreihen von Wärcchen übergehen (Fig. 48 c); am wahrscheinlichsten dürfte das erstere sein.

Die zweite kleinere zylindrische Nesselkapselform und die kleinern birnförmigen Cniden unserer 3 grauen *Hydra*-Species zeigen, von geringen Größendifferenzen abgesehen, keine bemerkenswerten Unterschiede. Ich habe sie jedoch der Vollständigkeit halber in den Fig. 49 und 50a—c bei gleicher Vergrößerung abgebildet.

Infolge der Resultate, die mir die genaue histologische und morphologische Untersuchung des blassen Polypen geliefert hat, halte ich mich somit für berechtigt, in ihm den Vertreter einer besondern Species zu erblicken. Man könnte mir einwenden, daß es sich nur um eine durch Einwirkung der Jahreszeit erzeugte Abart einer der beiden sicher festgestellten Species, also um Saisondimorphismus von *Hydra fusca* oder *Hydra grisea*, handle. Hierauf erwidere ich, daß ich alle 3 Species gleichzeitig an demselben Fundorte, einem kleinen Tümpel in der Nähe Rostocks, der mit der Oberwarnow in Verbindung steht, auffinden konnte; ja häufig barg ein und dasselbe Seerosenblatt Vertreter aller 3 Arten nebeneinander an seiner Unterseite. Das Zu-

sammenleben der 3 Gattungen an derselben Stelle beweist auch, daß der blasse Polyp niemals, wie man vielleicht auch annehmen könnte, ein Produkt anormaler Lebensbedingungen sein kann. Auch um Geschlechtsdimorphismus kann es sich nicht handeln, denn die dann vorhandenen Unterschiede würden sich sicher nicht bis auf die Form der Nesselorgane erstrecken. Niemals sah ich, das möchte ich hier nochmals betonen, daß sich irgend eins der oben als konstant beschriebenen histologischen Unterscheidungsmerkmale verändert hätte, geschweige denn, daß der blasse Polyp sich in eine der andern beiden grauen *Hydra*-Arten umgewandelt hätte, obwohl ich alle 3 Species lange Zeit unter stetiger Beobachtung züchten konnte.

Wie schon gesagt, will ich durchaus keine neue Species aufstellen, sondern nur, gestützt auf meine Untersuchungen, der einen von RÖSEL, SCHÄFFER und PALLAS beschriebenen und von mir wieder aufgefundenen Polypenart Geltung als besondere Species verschaffen, und für diese möchte ich hiermit den Namen *Hydra attenuata* PALLAS wieder einführen, der ihr, soviel ich eruieren konnte, von PALLAS verliehen worden ist.

Hieran anschließend möchte ich noch einiger brauner Polypen Erwähnung tun, die ich im Herbst 1908 in der Nähe von Bützow i. M. in einem vollständig mit Wasseraloe bewachsenen, jetzt nicht mehr benutzten Torfbruche auffinden konnte. Sie saßen dort einzelt an der Unterseite der Blätter der eben genannten Pflanzen, vergesellschaftet mit der zahlreich dort vorkommenden *Hydra viridis*. Ihrem Habitus nach (Fig. 51) scheint sie ein Bindeglied zwischen *Hydra grisea* und *Hydra attenuata* vorzustellen. Von ersterer (vgl. Fig. 40, 41 u. 51) unterscheidet sie sich jedoch durch ihre Farbe, die überaus zierlichen Tentakel und das Fehlen der kegelförmigen Proboscis, von der letztern durch die Haltung und Länge ihrer Arme, die in vollkommen ausgedehntem Zustande stets länger sind als das Mauerblatt. Auch die mikroskopische Untersuchung zeigt uns Abweichungen in den Gewebsschichten von den 3 andern grauen *Hydra*-Arten. Die Nesselwülste auf den Tentakeln sind gewöhnlich nur mit einer der in 2 Varietäten vorkommenden großen birnförmigen, 2—3 großen zylindrischen, 1—2 kleinen zylindrischen und 2—6 kleinen birnförmigen Cniden besetzt. Die birnförmigen Macrocniden unterscheiden sich nur durch ihre Kleinheit von den entsprechenden Fangorganen bei *attenuata*. Die großen zylindrischen



Nesselkapseln haben wohl ähnliche Form wie die korrespondierenden vom blassen Polypen, sind aber kleiner als diese und lassen eine etwas abweichende Aufwindungsweise des Fadens erkennen (Fig. 52a). Auch die zweite zylindrische Kapselform und die kleinen birnförmigen Cniden sind um ein Beträchtliches kleiner als die entsprechenden Nematocysten von *Hydra attenuata* (Fig. 52b u. 53). Man könnte nun von den eben beschriebenen Hydren annehmen, daß sie eine Lokalvarietät von *Hydra attenuata* repräsentieren. Ich glaube jedoch, daß auch sie eine Art für sich bilden, möchte aber ohne genauere histologische Untersuchungen und längere Beobachtung kein definitives Urteil fällen.

Ob es mehrere Arten von *Hydra viridis* gibt, vermag ich nicht zu entscheiden; ich konnte nur die in Fig. 54 abgebildete Art auffinden, die, nach den Nesselorganen zu urteilen, mit der von JIKELI (32) untersuchten identisch ist. Ihre Nematocysten habe ich in Fig. 55a—e nebeneinander abgebildet. Man beachte, daß auch für das große zylindrische Nesselorgan von *Hydra viridis* die eigenartige Form und die Aufwindungsweise des Fadens stets konstant und damit für die Species charakteristisch ist.

Im Folgenden werde ich eine kurze Übersicht über die verschiedene Benennung der 4 sicher festgestellten Polypenarten geben und daran eine Zusammenfassung ihrer wichtigsten Unterscheidungsmerkmale anschließen.

### 1. *Hydra fusca*.

Polype de la troisième espèce (TREMBLEY), brauner Polyp mit langen hörnerförmigen Armen (RÜSEL), langarmiger Schwanzpolyp (SCHÄFFER), *Hydra vulgaris* (JIKELI).

Der mittlere, dunkel gefärbte, breite Abschnitt des Körpers setzt sich am kontrahierten Tiere scharf gegen das stets blasse hintere Ende ab. Proboscis ist eine kleine rundliche Erhebung. Tentakel (häufig weniger als 6) in ausgestrecktem Zustande um vieles länger als der Körper. Nesselwülste enthalten nur wenig Cniden. In der großen zylindrischen Kapselart ist der Anfangsteil des Fadens niemals senkrecht zur Längsachse der Kapsel aufgerollt.



## 2. *Hydra grisea*.

Polype de la seconde espèce (TREMBLEY) oraniengelber Polyp mit langen hörnerförmigen Armen (RÖSEL), halb langarmiger mittlerer Armpolyp (SCHÄFFER), *Hydra tremblei* (HAACKE).

Körper fast überall gleichmäßig dick. Die dunkle Proboscis meistens spitz kegelförmig. In der Regel 6 oder 7 Tentakel, die am ausgedehnten Tiere den Körper etwas an Länge übertreffen. Nesselbatterien enthalten viele Nematocysten. In der großen zylindrischen Nesselkapselform sind die ersten 4 Fadenwindungen zur Längsachse der Kapsel quer gerichtet.

## 3. *Hydra attenuata*.

Blasser strohgelber Polyp (RÖSEL), kurzarmiger Armpolyp (SCHÄFFER).

Körper schwillt besonders am zusammengezogenen Tiere oberhalb der Fußscheibe an. Die blasse Proboscis ist kaum sichtbar. Meistens 6 oder 7 Tentakel, die niemals länger sind als der Körper, falls letzterer vollkommen ausgestreckt. Nesselwülste reich besetzt. Das Bläschen der „großen zylindrischen Cnidocystenform“ ist rundlich und seitlich eingedrückt. Die 4 ersten Fadenwindungen stehen quer zur Längsachse der Kapsel.

## 4. *Hydra viridis*.

Polype verd (TREMBLEY), grüner Polyp (RÖSEL), grüner Armpolyp (SCHÄFFER).

Die stets konstante grüne Farbe ist das untrüglichste Kennzeichen dieser Species.

## 2. Die Nematocyten von *Hydra*.

Ich wende mich zuerst der genauen Beschreibung der großen Nesselorgane zu. Aus der von verschiedenen Forschern untersuchten Entwicklungsgeschichte dieser Cniden-Art geht hervor, daß an den ausgebildeten Kapseln 2 Häutchen, ein dünnes inneres und ein derberes äußeres, unterschieden werden müssen. Wie ich durch genaue Untersuchungen gefunden habe, ist die Ansicht SCHNEIDER'S (54), das innere Häutchen gehe direkt in das Halsstück über, durchaus den Tatsachen entsprechend, wogegen die Annahme IWANZOFF'S (30), der die äußere Kapselwand mit dem Achsenkörper in Verbindung

bringen will, unrichtig ist. Die Frage nach der chemischen Natur der Bläschenwandung ist wohl schon als gelöst zu betrachten. Man schließt aus ihrem Verhalten gewissen Reagentien gegenüber, daß sie aus Chitin selbst oder einer diesem nahestehenden Substanz bestehen muß. Eine weitere Stütze für diese Annahme ist folgendes: Die Entodermzellen eines Polypen können vermöge ihres mit zersetzenden Eigenschaften ausgestatteten Secrets alle weichen plasmatischen Elemente eines im Gastralraum befindlichen Beutetieres auflösen, dagegen lassen sie deren chitinöse Bestandteile mit den daran haftenden Nesselorganen, welche vorher zum Fange des Tieres gedient hatten, unzerstört. Die Kapseln werden wieder mit der ausgesogenen Nahrung per os nach außen befördert, ohne daß sie durch das scharfe Secret weitgehende Veränderungen erlitten hätten. Sie sind zwar etwas kollabiert, doch ist dieses wohl nur auf einen seitens der Entodermzellen auf ihre Wandung ausgeübten Druck zurückzuführen. Was für die äußere und innere Membran gilt, trifft auch für die Fortsetzung der letztern, das Halsstück und den Faden, zu. Denn auch der Schlauch ist an den im Gastralraum befindlichen Nesselapparaten, sowohl an den großen wie auch an den kleinen Kapseln, stets noch nachweisbar. Bestände er aus plasmatischer Substanz, müßte er bei seiner Feinheit sofort vom zersetzenden Secret aufgelöst werden. Der Nesselfaden ist also auch eine dünne chitinöse Röhre von großer Feinheit und Elastizität. Doch kann wiederum das Chitin, aus dem die innere Wandung des Bläschens und ihre Fortsetzung bestehen, nicht genau identisch sein mit dem an Abarten so reichen Chitin, das die Bedeckung niederer Cruster, Culi-ciden-Larven usw. ausmacht. Denn beim Wirken der großen Nesselorgane auf eines dieser Tiere wird durch das Kapselsecret das Chitin der Beute zersetzt (vgl. d. 2. Teil der Arbeit)<sup>1)</sup>, nie kann also die innere Bläschenhülle, die das Secret in der Kapsel umschließt, von genau derselben Chitinmasse gebildet werden wie die Cuticula der Beutetiere. Das gleiche gilt natürlich auch für den Achsenkörper und den Nesselfaden.

Innerhalb der ruhenden Kapsel haben wir noch den Achsenkörper und den um dessen distalen Abschnitt in Spiraltouren geschlungenen Faden zu unterscheiden. Ersterer birgt in seinem Innern die bei der Betrachtung sofort auffallenden großen Stilete

---

1) Eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Resultate des 2. biologischen Abschnitts meiner Arbeit erschien im Zool. Anz., Jg. 33, 1909.

und außerdem noch eine Anzahl kleinerer Borsten, worauf ich weiter unten noch zurückkommen werde. Ist der Achsenkörper, sofern er noch im Bläschen ruht, nun ein mit Secret erfüllter Zylinder, wie von einigen Autoren angenommen wurde? Diese Frage ist zu verneinen. Nur in ausgestülptem Zustande bildet das Halsstück eine Röhre, die durch das dem Bläschen entströmte Secret aufgetrieben ist. Befindet es sich aber noch in der Kapsel, so ist ein Lumen überhaupt nicht vorhanden, denn die Wandungen des Zylinders sind von 3 Seiten soweit zusammengedrückt, daß sie sich den zwischen ihnen befindlichen, zu einem einheitlichen Dolche zusammengelegten Stileten eng anlegen, also auch keine Flüssigkeit mehr zwischen sich einschließen können. Am klarsten erkennt man diese eigenartigen Verhältnisse am Halsstück, wenn man eine große Cnide von *attenuata* vom obern Kapselpol her betrachtet. Sieht man dann noch den Fuß des Cnidocils, ist damit also das Mikroskop gerade auf den Mündungsdeckel der Kapsel eingestellt, so erblickt man 3 in einem Punkte zusammenlaufende, stark lichtbrechende geschlängelte Linien [Fig. 56a (*ax*)]. Letztere sind die Konturen der von 3 Seiten zusammengepreßten Wandungen des Achsenkörpers. Stellt man nun um ein Geringes tiefer ein, so findet man am Kreuzpunkte der 3 Linien einen Punkt, der dargestellt wird von der Spitze der zusammengelegten Dornen [Fig. 56b (*st*)]. Je tiefer man einstellt, desto mehr ändert sich auch das Bild. Weil der Umfang des von den Stileten gebildeten Dolches nach unten zu immer größer und rundlicher wird, die Seiten des Achsenkörpers ihm aber immer direkt anliegen, muß natürlich der optische Durchschnitt des letztern sich immer mehr der Kreisform nähern. Das Lumen des Achsenkörpers ist in Höhe der Basis der 3 großen Stilete naturgemäß am größten, es nimmt dann nach unten zu wieder ab, weil es nur noch — als konisches Zwischenstück — die kleinern unterhalb der Stilete gelegenen Borsten einzuhüllen braucht, und geht dann allmählich in den Faden selbst über. Daß das eingestülpte Halsstück nicht mit Flüssigkeit prall gefüllt ist, zeigen auch die Längsfalten in seiner Wandung an, die man natürlich nur bei seitlicher Ansicht einer Cnide wahrnehmen kann.

Bei der Beobachtung des Achsenkörpers von oben her unter gleichzeitigem Auf- und Abdrehen der Mikrometerschraube wird man erkennen können, daß er nach der einen Seite hin eine geringe Drehung ausführt. Diese Besonderheit steht mit dem Entladungsvorgang im Zusammenhang und zwar in der Weise, daß bei der Ex-



plosion der Kapsel der Achsenkörper diese Windung wieder zurückdreht; mit ihm drehen sich natürlicherweise auch die seiner Wandung ansitzenden Stilete und Borsten; letztere müssen also bei der Entladung eine bohrende Bewegung ausführen, die ihnen das Eindringen in irgendwelche Körper erleichtern muß.

Schon an den unentladenen Kapseln muß man bemerken, daß außer den 3 großen Stileten ebenso gebaute, aber kleinere Borsten vorhanden sein müssen, weil sich unterhalb der deutlich erkennbaren Basis des großen Dolches noch andere das Licht in gleicher Weise brechende Körper vorfinden (Fig. 45). Bei *Hydra* ist die Lagerung dieser Härchen zueinander wegen ihrer Kleinheit schwierig zu erforschen. Ich möchte jedoch annehmen, daß je 3 an Größe gleiche und einander gegenüberstehende Borsten ebenso wie die großen Stilete zu einem kleinen einheitlichen Dolche zusammengelegt sind. Irgendeine andere Lagerung der Borsten innerhalb des Achsenkörpers, wenn nicht eine solche, wie sie IWANZOFF (30) von den Nesselorganen von *Pennaria* abbildet, ist überhaupt undenkbar, soll sie nicht die Explosionsfähigkeit der betreffenden Kapsel herabmindern, wenn nicht überhaupt unmöglich machen. Andererseits ist den kleinern Borsten durch ihr Aneinanderlegen nach Art der großen Stilete nach dem Wirken der letztern die Möglichkeit gegeben, auch in derselben Art und Weise in Aktion zu treten und zur Verbreiterung der von ihren Vorläufern geschaffenen Wunde beizutragen.

Viel einfachere Verhältnisse, hervorgerufen durch das Fehlen des Halsstückes, treten uns an den kleinern ruhenden Nesselkapseln der Süßwasserpolyphen entgegen. Ich lasse hier die Worte NUSSBAUM'S (49) über die noch nicht explodierten großen zylindrischen Kapseln, die sich allem Anscheine nach auf die Cniden von *Hydra grisea* beziehen, folgen: „In ruhendem Zustande ist der Faden folgendermaßen eingestülpt. Am vorderen Pole befindet sich ein kleines Knöpfchen und dicht unter diesem, seitlich beginnend, liegen in der Querrichtung vier glänzende Fadenschlingen, die breiter sind als die nun in der unteren Kapselhälfte folgenden, longitudinal aufgerollten. Der Glanz der Schlingen wird, wie sich am herausgeschnellten Faden zeigt, durch 3 Reihen spiralig geordneter Rippchen bedingt, die wie Widerhaken gegen die Kapsel gerichtet sind. Die Verbindung der glänzenden Schlingen mit dem vordern Pole der Kapselwand wird durch eine zarte dünne Röhre hergestellt, deren Oberfläche am herausgestülpten Faden keinerlei Relief zeigt.“ Daß



die 4 Querwindungen, wie NUSSBAUM meint, weiter als die longitudinal aufgerollten Schleifen sind, möchte ich bezweifeln. Sie erscheinen nur deshalb so umfangreich, weil sie von allen andern isoliert liegen, wogegen der Umriß der unter ihnen liegenden unregelmäßig aufgerollten Fadentouren durch andere darüber resp. darunter liegende verschleiert wird. Ferner glaube ich nicht, daß das Glänzen der ersten Schleifen durch die 3 Reihen von Rippchen veranlaßt wird, denn diese setzen sich auch noch in die Windungen des longitudinal aufgerollten scheinbar nicht glänzenden Fadenabschnitts fort. Außerdem finden wir in den großen zylindrischen Kapseln von *Hydra fusca* im longitudinal zusammengelegten Schlauche dieselben Borsten wieder, ohne daß der eingestülpte Faden einen besonders starken Glanz seiner Schlingen gezeigt hätte.

Die kleinere Art der zylindrischen Nesselkapseln bietet im ruhenden Zustande nichts Besonderes. In ihr ist der Nesselschlauch in unregelmäßige longitudinale Schlingen gelegt, die bald die Kapsel vollkommen ausfüllen, bald an dem einen oder andern Pol oder auch an einer der Seiten einen Raum zwischen sich und der Kapselwand lassen (Fig. 49a—c).

Eigenartig ist die schon oft beschriebene Aufwindungsweise des Fadens innerhalb der kleinsten birnförmigen Cnidenform unserer Hydren. Vom Entladungspol der an der einen Seite etwas eingedrückten Kapsel (Fig. 50a—c) zieht der Schlauch eine Strecke weit nach unten, biegt aber, bevor er den untern Pol des Bläschens erreicht hat, nach oben wieder um, wendet sich dann vor der Entladungsöffnung wieder nach unten und endet dann bald, nachdem er auf diese Weise eine einzelne Schlinge gebildet hat. Bei einigermaßen genauer Beobachtung gewahrt man an der eingestülpten Fadenschlinge eine eigenartige Riefelung (Fig. 50a—c), die bis jetzt, obwohl sie gar nicht so schwer bemerkbar ist, von den Autoren nicht gesehen wurde. Wie ich später noch zeigen werde, ist diese Struktur wahrscheinlich auf im Innern des Schlauches verborgene Härchen zurückzuführen, die bei der Explosion nach außen verlagert werden.

Abgeschlossen wird bei allen 4 Kapselarten das Bläschen durch ein feines Deckelchen. An den ruhenden Nesselorganen ist es vor der Explosion nicht zu erkennen, dagegen findet man es an der explodierten Cnide bei günstiger Lage der betreffenden Kapsel, seitlich an der Ansatzstelle des Achsenkörpers resp. des Fadens vor. Ob der Deckel plasmatischen Ursprungs ist, wie IWANZOFF (30)

meint, oder auch aus Chitin besteht, wage ich nicht zu entscheiden; hierüber müßten wohl Untersuchungen an lebenden Cölenteraten mit größern Cniden Aufschluß geben können. Eine andere Frage ist die, ob der Deckel an einer bestimmten Stelle sich bei der Explosion der Kapsel lösen kann oder ob er an einer beliebigen Stelle zerreißt. Bei den Macrocniden ist entschieden das letztere der Fall, denn man findet häufig entladene Kapseln, an denen sich an der Übergangsstelle des Bläschens in das Halsstück verschieden große Rudimente des Deckelapparats vorfinden (Fig. 57d). Bei den kleinern Nesselorganen ist das Vorhandensein eines Kapselabschlusses auch an den entladenen Cniden nicht so leicht zu konstatieren, denn er ist bei ihnen außerordentlich klein, weil er eine minimale Öffnung abzuschließen hat.

Im Vorstehenden dürften die 4 Cnidenformen unserer *Hydra*-Arten in ihrem ruhenden Zustande einigermaßen ausführlich behandelt sein. Ich kann somit zur Beschreibung der Besonderheiten übergehen, die uns die ausgestülpten Nesselorgane an ihren einzelnen Teilen erkennen lassen.

Wir hatten gesehen, daß das eingestülpte Halsstück der Macrocniden kollabiert ist, weil es keine Flüssigkeit in seinem Lumen birgt. Dasselbe haben wir am Halsstück der explodierten großen Nesselkapsel (Fig. 57); auch an ihm treten dieselben Längsfalten auf, die wir an den Cniden von *Veella* und *Pennaria* beobachteten. War dagegen die Entladung der Kapsel eine unvollständige, so daß das im Innern des Bläschens aufgespeicherte Secret nicht ausströmen konnte, so sehen wir den Achsenkörper nach der Entladung bauchig aufgetrieben, wie es schon von vielen Autoren beschrieben und gezeichnet wurde. Das Halsstück wird durch die 3 großen Borsten, die keinen runden Umriß, wie häufig abgebildet, sondern ganz scharfe Kanten haben, in 2 Abschnitte geteilt, der proximale ist der eigentliche Achsenkörper, der distale das konische Zwischenstück. Bei den Macrocniden von *Veella* und *Pennaria* fanden wir das Zwischenstück mit 3 spiralig aufsteigenden Reihen von Härchen besetzt. Ähnliche Borsten bedecken auch das konische Zwischenstück der großen Nesselkapseln von *Hydra*, sie nehmen ihren Ausgang von den 3 großen Stiletten und scheinen von diesen an bis zur Ansatzstelle des Fadens etwas kleiner zu werden. Während aber noch die untersten auf die Stilete folgenden noch wie diese nach rückwärts orientiert sind, richten sich die darauffolgenden, wie auch aus der

Fig. 57 ersichtlich, immer mehr auf, so daß die letzten mit ihrer Spitze in die Richtung des Fadens zeigen.

An den großen Cniden von *Hydra* konnte ich auch das wieder konstatieren, was mir schon ein Schnitt durch eine ruhende Kapsel von *Velella* (vgl. Fig. 3) gezeigt hatte, daß nämlich die Stilete in ihrem basalen Abschnitt einen Hohlraum besitzen. Färbt man nämlich eine explodierte große birnförmige Kapsel von *Hydra* mit Methylenblau, so zeigen die Stilete wie auch die kleinen Härchen einen tief blauen Ton. Hierdurch wird man leicht zu der Annahme verleitet, die Stilete beständen aus einer besondern Substanz. Die genaue Prüfung lehrt jedoch, daß die blaue Färbung allein hervorgerufen wird durch gefärbte Secretreste, die in den Hohlräumen am untern Ende der großen und kleinen Dornen zurückgeblieben sind, auch vor der Entladung schon in letztern nachweisbar waren. Ob nun der Raum im Innern der Stilete wie seine Verbindung mit dem Achsenkörper einen besondern Zweck hat, vermag ich nicht anzugeben.

Die kleinen Härchen des konischen Zwischenstücks setzen sich niemals auf den Schlauch hin fort. Sie hören dort auf, wo sich der eigentliche Nesselfaden von dem Zwischenstück sondert, von hier aus ist der Schlauch bis zu seinem Ende vollkommen glatt. An Stelle der Härchen müssen aber auf der ganzen Fadenoberfläche feinste Öffnungen verteilt sein, die die Bestimmung haben, den in das Schlauchlumen hineingepreßten Kapselinhalt austreten zu lassen und dadurch für eine allseitige Verteilung des Secrets zu sorgen. Eine einfache Überlegung muß zu diesem Schlusse führen: Beobachtet man nämlich eine explodierte Macrocnide nach dem Zusatz von Methylenblau mit den stärksten Systemen, so findet man ganz kleine blaue Kügelchen an der Oberfläche des Schlauches haften. Daß es das in Kugelform ausgetretene Kapselsecret sein muß, wird dadurch bewiesen, daß kleine Fremdkörperchen, die nach der Entladung den Schlauch berühren, an diesem festgehalten werden, eben vermöge des durch seine Klebrigkeit ausgezeichneten Bläscheninhalts. Es könnte vielleicht nur noch die Flüssigkeit in Betracht kommen, die, wie ich im zweiten Abschnitte meiner Arbeit noch nachweisen werde, im Lumen des eingestülpten Schlauches vorher vorhanden war, natürlich bei dessen Umstülpung nach außen verlagert wurde und ähnliche Eigenschaften besitzen muß wie das Kapselsecret. Dieses würde aber wohl kaum in Tröpfchenform der Oberfläche des Schlauches adhäreren. Also kann es nur das Nesselsecret sein, das



die ruhende Kapsel als wasserklare Flüssigkeit erfüllte. Dieses kann aber nur auf zweifache Weise durch den Faden hindurch gelangen, entweder aus größeren Öffnungen, die eventuell durch Zerreißen der Wandung entstehen könnten, oder durch feinste Poren der Schlauchoberfläche. Im erstern Falle würde das Secret natürlich in großer Masse aus dem Schlitz austreten und einen umfangreichen Ballen am Schlauche bilden. An und für sich wäre es aber zwecklos, wenn nur ein oder mehrere große Öffnungen vorhanden wären. Das Secret würde dann insgesamt an dieser einen Stelle ausströmen und damit den eigentlichen Zweck des Fadens, nach allen Seiten hin und in die Ferne zu wirken, illusorisch machen. Es bleibt also nur die Annahme übrig, daß das Secret aus feinsten Poren austritt, die mehr oder minder regelmäßig die ganze Schlauchoberfläche von Anfang bis zu Ende durchsetzen. Wenn meine Ergebnisse an den Macrocniden noch Zweifel übrig lassen können, bin ich dagegen bei den beiden zylindrischen Kapseln zu so positiven Resultaten gelangt, daß ich, wie ich gleich zeigen werde, für diese das Vorhandensein solcher Poren mit Sicherheit behaupten kann.

Eine weitere wichtige Frage ist die: besitzt der Faden am vordern Ende eine Öffnung oder nicht? Ich möchte in Übereinstimmung mit SCHNEIDER annehmen, daß eine solche vorhanden ist. Wiederum ist am Schlauche der großen Nesselorgane die Beobachtung durch dessen Feinheit erschwert, außerdem kann auch bei seiner Länge wegen der unzähligen Poren in seiner Wandung das Secret am vordern Ende nicht mehr in so reichem Maße ausströmen, wie es bei einem kurzen Schlauche der Fall sein würde. Eine Öffnung am Fadenende läßt sich aber nur dadurch einwandfrei nachweisen, daß man am vollkommen ausgestülpten Schlauche das Austreten des Secrets unter Zuhilfenahme geeigneter Färbemittel beobachtet. Am Faden der andern Kapseln ließ sich hierdurch ohne jeden Zweifel das Vorhandensein einer Öffnung konstatieren; daher glaube ich, daß sie auch dem Schlauche der Macrocniden zukommen wird.

Etwas andere Verhältnisse finden wir am ausgeschleuderten Faden der großen zylindrischen Kapselform vor, die allein schon bedingt werden durch das Fehlen des Achsenkörpers. Die folgenden Angaben treffen, sofern es nicht besonders erwähnt ist, für die entladene großen zylindrischen Nesselorgane aller 3 grauen *Hydra*-Species zu; ihre hauptsächlichsten Unterscheidungsmerkmale, soweit sie auf den Faden Bezug haben, habe ich schon



oben erörtert. Die innere Kapselwand geht auch bei ihnen direkt in den Faden über, dessen Durchmesser von diesem Punkte an bis zu Ende ungefähr der gleiche bleibt. Nach JIKELI (32) ist der Schlauch stets mit Spiralrippchen oder Wärzchen ausgerüstet, SCHNEIDER (54) konnte sie nicht immer konstatieren. Nach NUSSBAUM's (49) Angaben soll er mit 3 spiralgig aufsteigenden Reihen von Härchen bedeckt sein, die den Abschnitt des Fadens kurz hinter der Kapsel frei lassen. Nach meinen Beobachtungen ist, wenigstens bei *fusca* und *grisea*, stets nur eine in dichten Windungen aufsteigende Reihe von Borsten vorhanden. Den Schwierigkeiten, die sich mir bei der Entscheidung der Frage, ob ein oder mehrere Borstenreihen vorhanden sind, entgegenstellten, suchte ich auf folgende Weise zu begegnen. Ich suchte mir an einem Quetschpräparat eine günstig gelegene explodierte zylindrische Nesselkapsel aus, stellte das Mikroskop auf die Oberfläche des Fadens ein und zeichnete mittels des Zeichenapparats die Kapsel mit dem Faden und den bei oberflächlicher Ansicht sichtbaren Spiralreihen ab. Dann drehte ich die Mikrometerschraube, bis die untere Partie des Schlauches sichtbar wurde, und trug wieder mit der Camera lucida in der vorhin entworfenen Zeichnung die an der Unterseite des Fadens entlang ziehenden Reihen von Borsten ein. Dann trafen die untern Spiralreihen mit den obern zusammen, was im Falle des Vorhandenseins mehrerer selbständiger Touren nicht möglich gewesen wäre. Das letztere wird bei dem Schlauche der großen zylindrischen Nesselorgane von *Hydra attenuata* der Fall sein, worauf schon die dicht aufeinanderfolgenden Spiralwindungen schließen lassen. Es scheinen bei ihr 2 Touren vorhanden zu sein. Die Spiralreihen beginnen bei *Hydra attenuata* und bei *grisea* häufig nicht gleich von der Kapsel an, sondern lassen, wie NUSSBAUM (49) schon erwähnte, den untern Fadenabschnitt frei. Bei *Hydra fusca* dagegen trat sie oft schon von der Austrittsstelle des Fadens aus der Kapsel an auf. Die Härchen sind am entladenen Schlauche mit ihrer Spitze nach der Kapsel zu gerichtet. Auch am Faden der großen zylindrischen Cniden sind überall — durch das Austreten des gefärbten Secrets bewiesen —, auch zwischen den Börstchen, Poren vorhanden, besonders reichlich scheinen sie aber den obern Schlauchabschnitt zu durchsetzen. Ich verweise hier auf die Figg. 62—64, die zur Bestätigung meiner Angaben dienen werden.

An dem Faden der entladenen zweiten zylindrischen Kapselform konnte ich im Gegensatze zu SCHNEIDER (54) keine

Spiralreihen von Härchen auffinden. Dagegen sind die sonst von diesem Autor angegebenen Charakteristika zutreffend. Während sich der lange Schlauch der vorhin erwähnten Kapselform, falls er nicht auf Hindernisse stößt, in weite Schlingen legt, steht der kürzere, aber dickere Faden dieser Kapsel immer fast gerade von seinem Bläschen ab. Er ist dicker als die Fäden der vorhin behandelten Cniden und an seiner ganzen Oberfläche bis zur Spitze hin mit feinen Poren versehen; von einer spiraligen Anordnung dieser Öffnungen konnte ich nichts wahrnehmen. Die korrespondierenden Cniden von *fusca*, *grisea* und *attenuata* unterscheiden sich betreffs dieser Verhältnisse nicht.

Der umgestülpte Faden des 4. kleinen birnförmigen Nesselorgans ist bei allen *Hydra*-Arten gleichartig gebaut. Schon in der ruhenden Kapsel bemerkten wir eigenartige Strukturverhältnisse am Schlauche, jetzt nach der Explosion der Kapsel wird uns ihre Bedeutung klar. Stellt man den optischen Durchschnitt der stets korkziebertörmigen Fadenwindungen ein, wie ich ihn in Fig. 59 wiedergegeben habe, so sieht man zwischen den einzelnen Touren feinste stark lichtbrechende Härchen liegen. Weil der Faden mit eminenter Gewalt das Bestreben hat, seine einzelnen Windungen möglichst eng aneinander zu pressen, so werden die an der Innenseite der Schlauchwindungen sich inserierenden Borsten fest an die Wandungen angepreßt, wie es auch die Figur zeigt. Die Härchen, die der größten Windung ansitzen, müssen dadurch nach außen herausgedrückt werden, und diese freiliegenden Bürstchen sind es gerade, die uns auf diese Verhältnisse aufmerksam machen und auch auf die zwischen den kleinern Schlauchtouren verborgenen und nur undeutlich sichtbaren Härchen schließen lassen. In Fig. 60 habe ich einen besonders großen abgerissenen Schlauch einer birnförmigen Microcnide von *Hydra grisea* abgebildet; durch ihn wird das Vorhandensein von Borsten aufs klarste bewiesen. Die Besetzung des Fadens mit Härchen ist eine außerordentlich zweckmäßige Einrichtung. Wie bekannt, umschlingt der explodierende Faden des kleinen birnförmigen Nesselorgans alle in seiner nähern Umgebung befindlichen Gegenstände, sofern es nur deren Größe zuläßt. Beim Beutefang der *Hydra* hat dieser Faden nun die Funktion, kleine Stacheln und Borsten eines Tieres zu umschlingen und festzuhalten (vgl. den 2. Teil d. Arbeit). Würde nun der Faden glatt sein, würde er nur zu leicht von den ebenfalls glatten chitinösen Borsten abgleiten und dadurch seinen Zweck verfehlen. Die starren Härchen aber, die

die innere Fläche seiner Windungen bedecken, vergrößern die Reibung mit dem umschlungenen Gegenstande, dringen auch vielleicht in ihn ein und gewährleisten dadurch die erfolgreiche Wirksamkeit des Nesselorgans, das in diesem Falle den Namen eines solchen mit Unrecht trägt.

Der Faden der vorstehenden Cnidenform weicht von dem aller andern Kapselarten insofern ab, als er an seinem distalen Ende keine Öffnung hat und seine Wandungen nicht mit Poren versehen sind. Bei der Funktion des Fadens ist natürlich noch das Ausströmen eines wenn auch klebrigen Secrets überflüssig, denn der Schlauch ist so wie so schon für seine Bestimmung zweckmäßig genug eingerichtet. Würde die im Lumen des Fadens und in der Kapsel vorhandene Flüssigkeit ausfließen, so müßten der erstere sowie auch das Bläschen wegen ihrer Dünnwandigkeit kollabieren und die Wirksamkeit des Fadens als Haftapparat herabsetzen.

Wie verhält es sich nun mit der Fadenwandung aller eben beschriebenen Nesselkapseln? Ist sie, wie man oftmals angegeben findet, quellungsfähig? Angenommen, sie wäre es, so müßte man die Wandung eines ausgeschleuderten Schlauches stets straff gespannt und nicht kollabiert antreffen. Die Wandungen fast aller entladenen Nesselschläuche sind jedoch eingefallen. Enthält der Faden aber noch Secret in seinem Innern, so erscheint er an diesen Stellen vollkommen rundlich. Daraus ergibt sich, daß die Schlauchwandung selbst nicht quellungsfähig sein kann, um so mehr, als man in dem Faden eine Fortsetzung der innern Kapselhülle sehen muß, die ihrerseits aus einer chitinähnlichen, doch wohl sicher nicht quellungsfähigen Substanz besteht. Gewiß ist der Schlauch bei einzelnen Kapselarten im explodierten Stadium breiter als im eingestülpten Zustande. Doch nehme ich an, daß er, solange er sich noch in der Kapsel befindet, wohl etwas Secret enthält, jedoch noch nicht die gleiche Menge, die in ihm nach der Explosion der Kapsel vom Hohlraum des Bläschens aus empordringt. Fließt dann nach der Ausstülpung das zweifellos quellbare Secret in ihm entlang, so erscheint er vollkommen rundlich, um sofort zusammenzufallen, sowie der Kapselinhalt aus den Poren oder der obern Öffnung ausgetreten ist.

An dieser Stelle möchte ich noch einige Worte über den Kapselinhalt, das Nesselsecret, einflechten. Bei den vorhin beschriebenen Nematocyten von *Veleva*, *Tubularia* und *Pennaria* vermochte ich in betreff dieses Punktes keine Beobachtungen zu machen, deren Beweiskräftigkeit auch wohl schon allein wegen der Konservierung der



betreffenden Tiere gewissen Zweifeln unterworfen wäre. Ich konnte nur bei *Pennaria* das klumpige Zusammenballen des Secrets konstatieren, das schon von IWANZOFF (30) beschrieben wurde. Man könnte denken, daß diese Beschaffenheit des Kapselinhalts der Einwirkung von Reagentien zuzuschreiben wäre, doch hat der eben erwähnte Autor die gallertige Konsistenz desselben auch am frischen Material konstatieren können. IWANZOFF verallgemeinert seine an den Macrocniden von *Pennaria* gewonnenen Resultate und behauptet folgendes: „Das Innere der Kapsel, welches vom Faden nicht eingenommen, ist nicht mit Flüssigkeit, wie man bis jetzt glaubte, sondern mit einer gallertartigen Masse gefüllt, die sich mit Anilinfarbe färbt, stark in Wasser aufquellen kann und brennend ätzende Eigenschaften besitzt.“ SCHNEIDER (59) schließt sich in seiner neuesten Arbeit den IWANZOFF'schen Ausführungen an. MÖBIUS (45) wie auch von den neuern Autoren MURBACH (48) und NUSSBAUM (49) nehmen dagegen an, daß das Nesselsecret flüssig sei und daß in ihm der Faden schwebt, dessen Lumen nach MÖBIUS und MURBACH mit der gleichen Substanz erfüllt ist.

Ich lasse nun meine Beobachtungen über den Kapselinhalt an den wegen ihrer Kleinheit verhältnismaßig ungünstigen Kapseln von *Hydra* folgen: Daß in all den verschiedenen Cnidenformen Secret vorhanden sein muß, ist selbstverständlich, ob es aber in allen dieselben Eigenschaften hat, steht noch dahin. Der Inhalt der vollkommen ausgebildeten großen birnförmigen Cniden färbt sich im Verhältnis lange nicht so stark wie der der Microcniden, selbst wenn durch einen Spalt in den Bläschenwandungen die Farblösung ungehinderten Zutritt zur Kapselflüssigkeit hatte. Es muß nun entweder in den großen Kapseln das Secret nur in geringer Menge vorhanden sein, eine Annahme, die aus naheliegenden Gründen undenkbar ist, oder es muß das Secret in den großen Cniden eine andere Zusammensetzung und damit auch andere Eigenschaften haben als das der Microcniden. Die Flüssigkeit der Macrocniden hat außer ihrer klebenden Eigenschaft auch noch das Vermögen, chitinöse Substanz umzusetzen. Ob dieselbe Fähigkeit auch dem Secret der 3 andern Kapselformen zukommt, ist zum mindesten fraglich, denn sie kommen, abgesehen von den kleinsten birnförmigen, deren Faden rein mechanisch wirkt, nicht mit Chitin in Berührung und haben mit dem Beutefang überhaupt nichts zu schaffen (vgl. die vorl. Mitteilung). Es ist also die Annahme nicht von der Hand zu weisen, daß das Secret der großen Kapselform mit einer



den andern Cniden-Arten fehlenden Eigenschaft ausgestattet ist, also wohl auch chemisch von ihnen verschieden ist, was sich in dem geringen Tingierungsvermögen des Kapselinhalts äußert.

Wegen der starken Färbbarkeit des Secrets der zylindrischen Cniden lassen sich an ihm interessante Beobachtungen über die Beschaffenheit des Kapselinhalts machen. Zu diesem Zwecke schneidet man die Tentakelkrone einer beliebigen *Hydra* ab, bringt sie auf einen Objektträger und preßt durch Druck auf das mit kleinen Wachsfüßchen versehene Deckglas die Gewebe auseinander. Dann setzt man stark verdünnte Essigsäure und darauf Methylenblaulösung von der Seite zu. Man kann dann sofort mit der Untersuchung beginnen oder, besser noch, längere Zeit damit warten, weil die Übersicht durch das baldige Zerfließen der plasmatischen Elemente erhöht wird. Die kleinern Cnidenformen zeigen auch noch insofern ein merkwürdiges Verhalten, als sie nicht momentan, sondern erst nach Aufhören des Druckes nach und nach explodieren.

Eine Macrocnide, in deren Innern noch Secret vorhanden ist, habe ich in Fig. 61 abgebildet. Die Kapsel war vollkommen explodiert und ein Teil des Bläscheninhalts schon in den Faden hinaufgewandert. Dann brach durch irgendeinen Zufall der Schlauch am konischen Zwischenstück ab, wodurch gleichzeitig die Fadenöffnung verschlossen wurde. Das nachströmende Secret konnte keinen Ausweg finden und mußte im Achsenkörper und dessen Fortsetzung zurückbleiben. Also, das ist zu beachten, das Halsstück wie auch das konische Zwischenstück sind für das Kapselsecret undurchlässig, besitzen also keine Poren.

Die Figg. 62—64 zeigen große zylindrische Nesselorgane von *Hydra fusca*, *attenuata* und *viridis*. In Fig. 62 u. 64 ist noch eine ganze Menge Secret in der Kapsel vorhanden, doch ist auch schon sehr viel im Lumen des Fadens hinaufgestiegen und in Form einer großen blauen Kugel aus der Öffnung an der Spitze des Schlauches ausgetreten. Das letztere ist auch an der einen zylindrischen Cnide von *attenuata* der Fall (Fig. 63b), jedoch ist nur noch ein kleiner Secretballen in der Kapsel zurückgeblieben. An dieser Figur, wie auch an der stärker vergrößerten Cnide in Fig. 63a, ist zu sehen, daß schon der basale Abschnitt des Fadens, der bei *Hydra attenuata* mit besonders langen Borsten besetzt ist, mit Poren versehen sein muß, denn es finden sich überall die Secrettröpfchen in Form blauer Kügelchen. Besonders zahlreich sind am Faden der großen zylindrischen Kapseln bei allen *Hydra*-Arten an dessen Endabschnitt Öff-

nungen zum Durchtreten des Kapselinhalts vorhanden, wie zur Genüge durch die Figg. 62—64 bewiesen wird. Zugleich zeigen sie, daß der Kapselinhalt nicht in geschlossener Masse im Schlauche aufwärtsgetrieben wird, sondern daß er sich in kleine Portionen teilt und diese nacheinander in unregelmäßigen Zwischenräumen im Innern des Fadens empor wandern. Man kann an frischen entladenen und sogleich gefärbten Kapseln häufig das Vorwärtsdrängen wie auch das Zurückströmen des Secrets in die Kapsel hinein sehr schön beobachten. Es wandert wunderbarerweise das Secret im Schlauchlumen hin und her, trotzdem schon längst die Explosion zustande gekommen ist und der Druck aufgehört hat. Oft sieht man, wie ein blauer Secretballen im Faden aufwärts steigt und dann plötzlich verschwindet. Das letztere geht auch oft mit den äußerlich am Schlauche ansitzenden Tröpfchen vor sich. Nach erneutem Zusatz des Färbemittels ist und bleibt das Secret verschwunden. Diese Erscheinung dürfte wohl allein auf die Launenhaftigkeit des Methylblauen zurückzuführen sein; undenkbar ist jedoch nicht, daß das Secret durch die längere Einwirkung des Wassers allmählich in eine keinen Farbstoff mehr aufspeichernde Verbindung übergeführt wird. Seine Eigenschaften, wie Klebrigkeit usw., braucht es deswegen doch nicht zu verlieren.

Das Aufwärtssteigen des Secrets innerhalb des Schlauchlumens der kleinen zylindrischen Kapselformen habe ich in Fig. 65a—c darzustellen versucht. Trotzdem sich in Fig. 65a der Faden erst eine kleine Strecke umgestülpt hat, ist doch schon eine Menge Secret ausgetreten. Nicht nur der Kapselinhalt wird durch die Öffnungen in der Schlauchwand in Tropfenform hindurchgepreßt, sondern auch die Flüssigkeit, die das Lumen des eingestülpten Schlauches erfüllt, wird bei der Umkrempelung des letztern natürlich ebenfalls nach außen befördert. Nebenbei will ich erwähnen, daß sich die langsame Umstülpung des Fadens gerade an dieser Art von Nesselkapseln sehr gut unter dem Mikroskop verfolgen läßt. Die Figg. 65b u. c zeigen wiederum sehr schön das getrennte allmähliche Hinaufsteigen der Secretmassen. In Fig. 65b ist am untern Kapselpol noch eine Ansammlung von Secret vorhanden, während es in Fig. 65c schon bis auf einen minimalen Rest verschwunden ist. Dieser sitzt, wie man es häufig antrifft, an der Öffnung der Kapsel, dort also, wo der eigentliche Faden seinen Anfang nimmt. Daraus kann man folgern, daß erstens das Lumen des Fadens an dieser Stelle eingeeengt sein muß; zweitens, daß das Secret keine leicht bewegliche, sondern eine

schwerfließende Flüssigkeit sein wird. Wäre es so leicht beweglich wie beispielsweise das Wasser, so könnte es durch ein so minimales Hindernis wie die vorhin erwähnte Einengung nicht aufgestaut werden, würde dann auch wohl schneller im Faden emporsteigen. Die Bilder, welche das strömende Secret innerhalb des Nesselfadens der *Hydra*-Cniden zeigt, sind somit denjenigen ähnlich, die IWANZOFF (30) bei Actinien beobachtet hat. Neu und wichtig für die Beurteilung des Secrets ist der Austritt desselben in Tropfenform, teils durch die terminale Öffnung, teils durch die Poren der Schlauchwand. Dieses Verhalten beweist ganz klar, daß das Kapselsecret keine gallertige Konsistenz im Sinne IWANZOFF's haben kann, sondern eine Flüssigkeit sein muß, die die für diesen Aggregatzustand charakteristische Tropfenform annehmen kann, eine Flüssigkeit, die, wie ich aus dem Gesamtbilde ihrer Strömungserscheinungen schließe, von schwer beweglicher syrupähnlicher Konsistenz sein muß.

Ich wende mich jetzt der Beschreibung des Cnidoblasten und seiner einzelnen Teile zu. Die Bildungszellen aller 4 Kapselarten unseres Süßwasserpolyphen haben im fertigen Zustande Ausläufer, die wie bei marinen Cölenteraten mit der Stützlamelle in Konnex treten. Meine Untersuchungen haben hauptsächlich Bezug auf die Bildungszellen der großen birnförmigen Nesselorgane, weil die der andern 3 Cnidenformen für derartige Zwecke zu winzig sind. Die Kapsel wird von ihrer Bildungszelle (Fig. 66) allseitig bis auf eine Öffnung um den Entladungspol umschlossen. Diese ist jedoch nicht kreisförmig, wie man annehmen sollte, sondern erscheint von oben gesehen als ein Dreieck, dessen Ecken abgerundet sind (Fig. 56a). In einer dieser Ecken befindet sich das zur Bildungszelle gehörige Cnidocil. Sehr selten ist die Entladungsöffnung länglich oval gestaltet, wie es die Fig. 56b wiedergibt. Der äußerste Rand des Cnidoblasten zeigt eigenartige feine Streifen, die nicht nur an den Bildungszellen der großen, sondern auch an den der 3 übrigen Cnidenformen wieder vorkommen. Daß die Streifung nicht der umgebenden Deckzelle angehört, erhellt daraus, daß an großen Nesselkapseln, die von der *Hydra* samt ihrer Bildungszelle ausgestoßen wurden, auch dann noch deren oberer Rand diesen eigenartigen Bau aufweist. Daß auch Stücke der Deckzelle beim Ausstoßen einer Cnide mit fortgerissen werden, glaube ich nicht. Der obere Pol der Nesselkapselbildungszellen von *Hydra* zeigt somit ähnliche Strukturverhältnisse, wie wir sie bei *Velella* und *Pennaria* und in derselben Ausbildung an den Nematocyten von *Tubularia*



auffinden konnten. Diese eigenartigen Strukturen werden, glaube ich, dadurch hervorgerufen, daß Partien dichten Zellplasmas, durch die Stränge markiert, mit solchen von gewöhnlicher Beschaffenheit abwechseln. Diese dichten Plasmastreifen haben, von andern Einrichtungen noch unterstützt, den Zweck, ein zu frühes Herausreißen derjenigen Nesselkapsel, die ein Beutetier getroffen und festgehalten hat (vgl. d. 2. Teil d. Arbeit), nach Möglichkeit zu verhindern. Wäre der Rand nicht verdickt, so würde beim geringsten Zuge, den das Beutetier bei seinen Befreiungsversuchen auf die Kapsel ausübt, das Plasma des Cnidoblasten zerreißen und die Cnide herausgerissen werden, was gleichbedeutend mit der Befreiung des festgehaltenen Tieres wäre.

Vom Entladungspol aus überzieht die Bildungszelle als dünner, allmählich mächtiger werdender Plasmaschlauch die ganze Kapsel und sitzt selbst mit mehr oder minder breiter Basis der Stützlamelle auf, ohne mit den Längsmuskelfasern, wie JIKELI (32) meint, in Beziehung zu treten. SCHNEIDER (54) fand in dem basalen Fortsatz des Cnidoblasten Vacuolen vor. Niemals wird man diese an vitalen Zellen erblicken können, sie sind immer der Einwirkung von Reagentien oder auch der des Wassers zuzuschreiben. Der Stiel der Nesselzellen erlangt bei *Hydra* keine so beträchtliche Länge wie der der Nematocyten von *Pennaria*, *Tubularia* und *Verella*, sondern er bleibt, wenigstens auf den Tentakeln, kurz und breit und übertrifft selten die dazu gehörige Kapsel an Länge. Der Grund dafür ist in der Flachheit des Epithels gegeben.

Ein besonderes Produkt der Bildungszelle ist das Cnidocil, dessen Aufbau von den einzelnen Autoren verschieden beschrieben wurde, trotzdem es seit der Arbeit F. E. SCHULZE's über *Cordylophora*, in der er auf die wahre Bedeutung des Cnidocils hinwies, sich ganz besonderer Beachtung zu erfreuen hatte. JIKELI (32) beschreibt es folgendermaßen: „Das Cnidocil steigt bei allen Nesselkapselzellen außerhalb der Kapselumhüllung, dieser dicht angeschmiegt nach aufwärts, nur die großen Nesselkapseln von *Hydra grisea* — bei den beiden großen Nesselkapseln von *Hydra viridis* und *vulgaris* blieb ich zweifelhaft — zeigen in dieser Beziehung eine interessante Abweichung. Hier scheint das Cnidocil unten in die Kapselumhüllung hineinzutreten, daselbst in einer geschlossenen Rinne zu verlaufen und oben die Hülle wieder zu verlassen um frei zu endigen. . . . Betrachtet man eine Nesselkapsel bei guter Beleuchtung mit starker Vergrößerung, so erkennt man das Cnidocil als eine in einem Cylinder



aufsteigende Faser, welche in einer gewissen Höhe frei hervortritt. Bei macerirten Nesselkapselzellen vermißt man diese Faser oft, erkennt dagegen an aufgerissenen Nesselkapselumhüllungen, wenn dieselben so liegen, daß ihre innere Wandung der direkten Beobachtung zugänglich ist, oder durch einen im Präparat erregten Strom zugänglich wird, eine meridional verlaufende gerundete Leiste, welche in Länge und Stärke mit jener das Cnidocil umhüllenden Röhre übereinstimmt. Dieses Verhalten des Cnidocils beobachtete ich nur bei *Hydra grisea*, nicht aber bei *viridis vulgaris*." NUSSEBAUM (49) schilderte das Cnidocil als ein die Cuticula der äußern Leibesschicht durchbohrendes feines Stiftchen. SCHNEIDER (54) macht über den reizleitenden Apparat folgende Angaben: „Was nun die um die Kapsel gelagerten Teile der Nesselzellen anlangt, so fällt an allen peripher gelagerten Zellen ein starrer ebenfalls glänzender haarähnlicher Fortsatz, der aber scharf vom Protoplasma sich abhebt, auf, — das Cnidocil. Dieses entspringt im Protoplasma der Kapselhülle, steht neben der vorderen Oeffnung, und ist bei der großen ovalen Form in seinem unteren Abschnitt mit einem cylindrischen Ueberzug von Protoplasma umkleidet, aus dem es wie aus einer Röhre frei hervorragt.“

Meine Untersuchungen führten zu einer andern Auffassung vom Bau des Cnidocils. Es hat im ganzen dieselben Strukturverhältnisse aufzuweisen, die es uns bei den vorhin besprochenen Cölenteraten zeigen konnte. Ich füge hier einige Bemerkungen GRENACHER's (22) ein: „Sieht man vom Entladungspol her auf günstig gelegene Nesselkapseln in der Richtung ihrer Achse, so kommen, unter der Voraussetzung zureichender optischer Hilfsmittel, die erwähnten Strukturverhältnisse zu Gesicht. Nämlich da, wo sich das Cnidocil aus der Schlotwand erhebt, zeigt sich rechts und links von demselben eine äußerst zierliche radiär gestellte Streifung, die in einiger Entfernung von ihm kürzer und undeutlicher wird, und schließlich ganz verschwindet; sie nimmt etwa  $\frac{1}{4}$  und  $\frac{1}{3}$  des rundlichen oder abgerundet dreieckigen Schlotumfanges ein. Diese Streifung sieht so prägnant aus, als ob sie durch einen winzigen Stäbchenkranz hervorgerufen würde, ich glaube aber, sie ist das nicht, sondern der optische Ausdruck für eine äußerst feine Fältelung, deren Sitz die Schlotwand ist, freilich ist völlige Gewißheit darüber zur Zeit unmöglich. Auch an Profilansichten kann man sie sehen, aber mit etwas mehr Schwierigkeit; wendet man hier senkrecht zur Achse einfallendes schiefes Licht an, so kann man die feinen Linien eine Strecke weit nach hinten verfolgen bis etwas über das Deckelchen hinaus, wo sie dann

spurlos verschwinden.“ Ohne es zu wissen, gibt GRENACHER hier eine durchaus zutreffende Schilderung des Cnidocilapparats selbst. Denn die vermeintliche Fältelung in der Schlotwand existiert überhaupt nicht; sie wird vorgetäuscht einerseits durch eine Anzahl stärkerer Stäbchen (Fig. 56a u. b *cnst*), die in ihrer Gesamtheit das Cnidocil zusammensetzen, andererseits durch die streifenförmigen Verdickungen des Cnidoblastenrandes. Sieht man vom Entladungspol her auf den Fuß des Cnidocils, so erblickt man meistens 4 halbmondförmig nebeneinander liegende feine Stäbchen. Stellt man etwas höher ein, ungefähr in Höhe des Kapseldeckels, so findet man ihre Anzahl um 3 oder 4 vermehrt (Fig. 56a *cnst*). Ob sich die Stäbchen teilen oder ob neue kürzere zu den ersten 4 hinzukommen, kann ich nicht mit Gewißheit sagen, glaube aber, daß die zweite Annahme mehr für sich hat. Inzwischen haben sich die Stäbchen immer mehr um ein mittleres zusammengedrängt; das in dieser Höhe von oben her betrachtete Cnidocil gibt die Fig. 56b wieder. Die seitlichen Fasern, die ich als Begleitstäbchen bezeichnen möchte, hören an einer bestimmten Stelle auf und werden dann von der mittlern besonders bei den kleinern Nesselorganen stark verlängerten und spitz zulaufenden Faser, der Achsenfaser, überragt. Aus dem Vorstehenden geht hervor, daß von einer wirklichen Cnidocilröhre im Sinne JIKELI's keine Rede sein kann und auch die Vorstellung, wie sie SCHNEIDER vom Aufbau des Cnidocils hatte, nicht der Wirklichkeit entspricht. Alle 4 *Hydra*-Arten lassen in bezug auf den Bau des Cnidocils keine bemerkenswerten Abweichungen erkennen, stets setzt es sich aus einer Anzahl feiner Stäbchen zusammen. Ferner ist das Cnidocil, oder wenigstens seine mittlere Faser, kein so starres Gebilde, wie SCHNEIDER vermutet, wovon man sich auf folgende Weise überzeugen kann: Man betrachte die Tentakeloberfläche einer *Hydra grisea* oder *attenuata* mit einer starken Immersion und beachte vor allem die Cnidocile der kleinen birnförmigen oder zylindrischen Nematocyten-Arten, weil diese bei ihrer Länge für derartige Beobachtungen am geeignetsten sind. Man wird bei einiger Geduld erkennen können, daß beim Ausdehnen oder dem Kontrahieren des betreffenden Armes die einzelnen Cnidocile in eine leicht vibrierende Bewegung geraten. Als ich letztere zum ersten Male beobachtete, glaubte ich eine aktive flimmernde Bewegung der Achsenfaser konstatieren zu können, wie ich sie einmal an den Cnidocilen einer dem Absterben nahen *Scyphistoma*-Larve von *Aurelia aurita* wahrnehmen konnte. Indessen wird das Hin- und

Herbiegen des obern Cnidocilabschnitts dadurch hervorgerufen, daß das feine schmiegsame Fädchen beim Ausstrecken resp. Zusammenziehen des Tentakels fortwährend sich an den minimalen Unebenheiten der daraufliegenden Deckglasfläche stößt. Es ist bis zu einer gewissen Grenze nach allen Richtungen hin biegsam. Wird diese überschritten, so löst sich das mediane Stäbchen aus der Mitte der andern los, ein Abbrechen jedoch wird man seltner konstatieren können. Der untere Abschnitt des isolierten Stäbchens zeigt häufig noch einen körnigen Überzug von Protoplasma.

Als weiteres Produkt des Cnidoblasten wird von JIKELI und dann später auch von SCHNEIDER ein stark lichtbrechendes Häutchen beschrieben, das die Kapsel bis auf die Öffnung am Entladungspol einschließt und muskulöser Natur sein soll. JIKELI konnte es an allen Nesselkapseln von *Hydra* konstatieren, nach SCHNEIDER ist es nicht immer vorhanden. Der erste Autor glaubt, die „Muskelhülle“ sei die Fortsetzung einer in eine Anzahl Ausläufer zerspaltenen Faser, die den Stiel des Cnidoblasten ausmacht. Nach SCHNEIDER ist in der Gegend des Kernes bei manchen Zellen ein Teil des Protoplasmas zu einem muskulösen Schlauche umgewandelt, der mit der Hülle um die Kapsel verschmilzt und nach unten zu an die Stützlammelle herantritt. Meine Untersuchungen haben das Vorhandensein eines Häutchens um die Kapsel herum bei allen Nematocyten ergeben. Doch habe ich, abgesehen von der starken Lichtbrechung der Hülle, nichts gefunden, was auf die muskulöse Natur der Membran hingedeutet hätte. Ich muß die muskulöse Umhüllungsmembran JIKELI's — SCHNEIDER vertritt neuerdings einen andern Standpunkt — für das halten, wofür GRENACHER (22) u. A. sie erklären, nämlich für eine Schicht dichtern Protoplasmas, für eine Abgrenzung des letztern gegen die Kapsel. Nie wird man bemerken können, wie JIKELI angibt, daß die Kapselumhüllung in den Fortsatz des Cnidoblasten übergeht oder, wie SCHNEIDER es schildert und auch abbildet, in einen muskulösen Schlauch sich fortsetzt. Wenn somit die Versuche JIKELI's und SCHNEIDER's, eine Nesselkapselmuskulatur, welche für den Entladungsakt verantwortlich gemacht werden kann, nachzuweisen, gescheitert sind, so fehlt eine solche doch keineswegs, wie WILL gezeigt hat.

WILL gelang an Isolationspräparaten zum ersten Male der Nachweis, daß die großen Cnidoblasten von *Hydra* mit einer in Gestalt von zahlreichen längsverlaufenden Fibrillen auftretenden Muskulatur ausgerüstet sind. Die Muskelfibrillen sind einem plasmatischen Waben-



werk eingeordnet, dessen Wabenzüge von oben nach unten am Cnidoblasten verlaufen. Diesem Wabenwerk sind die einzelnen Fibrillen selbst eingebettet, die oben in einiger Entfernung der Cnidocilstäbchen und der radiären Streifung aufhören und nach unten sich bis gegen den untern Pol der Zelle verfolgen ließen. In einem Falle konnte WILL ihre Fortsetzung auf den Stiel selbst konstatieren. Die betreffenden Beobachtungen WILL's wurden von ihm teilweise schon im Jahre 1905 in der Naturforschenden Gesellschaft zu Rostock und dann vollständiger auf der Deutschen Zoologenversammlung 1907 vorgetragen. Die bezügliche, inzwischen in den Sitzungsberichten und Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Rostock erschienene Publikation WILL's<sup>1)</sup> hat mir bei Abfassung meines Manuskripts noch nicht vorgelegen,

Das Vorhandensein von Muskelfasern im Cnidoblasten von *Hydra* habe ich an meinen Schnittpräparaten durchaus bestätigt gefunden und verweise zum Beleg hierfür auf meine Fig. 67. Ich füge ergänzend hinzu, daß die Muskelfibrillen im untern Teile des Cnidoblasten vielfach eine Gabelung erkennen lassen.

Weiter beschreibt WILL als neu ein spiralgig gewundenes Band, dessen Hauptmasse unterhalb der Cnide im basalen Teile des Cnidoblasten gelegen ist, von hier aus äußerlich über die Cnide entlang nach oben zieht und sich im vordern Teile der ausgestülpten Cnide an diese in der Gegend des Achsenkörpers anheftet. Ohne die Einzelheiten seines Verlaufes genauer studiert zu haben, kann ich das Vorhandensein dieses von WILL als Lasso bezeichneten und als Spiralmuskel gedeuteten Bandes bestätigen. Es hatte sich an meinen Schnitten stets tiefblau imprägniert (Fig. 67).

Über eine Muskulatur der Cnidoblasten mit zylindrischen Kapseln kann ich keine Angaben machen, weil sie für derartige Untersuchungen recht ungeeignet sind.

Bessere Resultate lieferte aber das Studium der Bildungszellen der kleinen birnförmigen Nesselorgane, die von allen Nematocyten-Arten am reichsten am Hydrenkörper vertreten sind. Auch bei ihnen bildet der Cnidoblastenschlauch nur einen dünnen Überzug über die Kapsel, geht unterhalb dieser in eine kompaktere, sich nach unten konisch verjüngende Plasmamasse über, die ihrerseits sich zu einem

---

1) L. WILL, Ueber das Vorkommen kontraktile Elemente in den Nesselzellen der Coelenteraten. Auch separat erschienen: Rostock 1909.



langen Stiele auszieht, welcher sich mit der Stützlamelle verbindet (Fig. 68). Der Kern liegt stets direkt unterhalb der Kapsel, zeigt häufig an der dem Bläschen zugewandten Seite eine Einbuchtung und scheint außerordentlich reich an chromatischer Substanz zu sein. Durch diese Besonderheiten bekommt die ganze Cnidocyte große Ähnlichkeit mit den in Fig. 22 abgebildeten kleinen Nemato-cyten von *Tubularia*. Das Cnidocil ist länger als das der großen Nesselorgane, ist aber sonst wie dieses gebaut, auch allem Anscheine nach aus derselben Anzahl Stäbchen zusammengesetzt; es liegt an einer beliebigen Stelle der runden Explosionsöffnung. Auch im Umkreise der letztern treffen wir wieder wie bei den Macrocniden jene eigenartige Streifung an, die hier im Verhältnis zur Größe der Kapsel noch prägnanter zu sein scheint. Was den Fortsatz der kleinen birnförmigen Cnidocyten anbelangt, so glaubt SCHNEIDER (54), daß er von einem Faden ohne Protoplasmaüberzug repräsentiert werde. Nach meinen Untersuchungen wird auch bei diesen Nesselzellen der Fortsatz der Bildungszelle von Protoplasma gebildet, das einen wenn auch noch so zarten dünnen Belag um einen Stielmuskel bildet (Fig. 68), der an konserviertem Material oft wellenförmig geschlängelt ist.

Offenbar entspricht dieser Muskelstrang dem von mir im Cnidoblastenstiel der vorhin beschriebenen Cnidarier beobachteten medianen Strang. Daß auch dieser Stielmuskel aus einzelnen Fibrillen besteht, schließe ich aus dem Umstande, daß auch hier im obern Abschnitt des Cnidoblasten (Fig. 68) einzelne Längsmuskelfibrillen vorkommen, die mit der Richtung auf den Entladungspol an der Kapsel entlang laufen und sich nach unten zu in ein Bündel von Fasern fortsetzen, das sich in seiner Gesamtheit imprägniert hat und so als einheitlicher Stielmuskel erscheint. Übrigens kann man sich auch an Querschnitten von dem Vorhandensein der auf der Oberfläche der Kapsel verlaufenden Längsmuskelfibrillen überzeugen.

Da somit außer den großen birnförmigen Cniden auch die kleinen birnförmigen Zellen eine wohlausgebildete Muskulatur besitzen, so dürfen wir wohl annehmen, daß auch die der Untersuchung schwerer zugänglichen zylindrischen mit einer solchen versehen sein werden.

### V. *Coryne pusilla*.

Wie bei der nahe verwandten, durch F. E. SCHULZE so trefflich beschriebenen *Syncoryne* sind auch bei *Coryne* die reifen Nesselkapseln ausschließlich auf die stechapfelförmigen Tentakelköpfchen beschränkt. In letztern fällt uns der stets gleiche Bau der nur in der Größe variablen Cniden auf, wohingegen wir bei *Hydra*, *Penaria* und *Tubularia* das Vorhandensein verschiedener, durch besondere Form und typischen Bau der Kapsel und ihrer einzelnen Teile ausgezeichneten Nematocystenformen konstatieren konnten. Die großen und kleinen Cniden von *Coryne* unterscheiden sich nicht von den mit Achsenkörper versehenen Kapseln von *Hydra*, *Velella* und *Penaria*, so daß ich nicht näher auf sie einzugehen brauche. Auch sie besitzen einen mit langem Fortsatz versehenen Cnidoblasten, der sie bis auf eine dreieckige Öffnung um den Entladungspol (Fig. 69) mit seinem Plasma einschließt. Der Rand der Bildungszelle zeigt die gleiche scheinbare Riefelung, die wir auch am Cnidoblasten der vorhin beschriebenen Cnidarier bemerkten (Fig. 69 *str.*). Die eine Ecke der dreieckigen Entladungsöffnung wird von dem Cnidocilapparat eingenommen, der zuerst ausführlich von WILL in dem oben zitierten Vortrag beschrieben worden ist. In Fig. 69 erkennt man die Achsenfaser des Cnidocils als blauen Punkt, der von einer halbkreisförmigen Linie umgeben ist, welche die Summe der Begleitstäbchen in der Ansicht von oben darstellt. Ferner zeigt die Figur, daß auch in dem obern Abschnitt des Cnidocilapparats von einer eigentlichen Röhre nicht die Rede sein kann; vielmehr legen sich hier die Begleitfasern nur zu einem Halbrohr zusammen. Weiter nach unten weichen sie auseinander, um sich fächerförmig auszubreiten, was man an meiner Fig. 70a u. b (*cnst.*) erkennen kann.

Sehr eingehend ist auch der von WILL (l. c.) entdeckte Muskelapparat bereits von ihm sowohl für *Syncoryne* wie *Coryne* beschrieben worden. Für *Syncoryne* beschreibt er in der obern Hälfte des Cnidoblasten kräftig ausgebildete Längsmuskelfasern, die sich unmittelbar bis zur radiären Streifung am Entladungspol erstreckten, in der untern Hälfte des Cnidoblasten aber vermißt wurden. Dagegen ist wieder der Stiel von einer Anzahl von Fibrillen, sowohl bei *Syncoryne* wie bei *Coryne*, durchzogen. Da WILL bei letzterer Form den Zusammenhang der Stielfasern mit den Muskelfasern des Cnidoblasten konstatiert, vermutet er das gleiche auch für *Syncoryne*. Ich konnte

nur *Coryne* untersuchen und kann das Vorhandensein einer wohl ausgebildeten Cnidoblastenmuskulatur nur bestätigen. Ergänzend füge ich nur hinzu, daß die Fasern, die aus dem Stiele heraustreten, sich sämtlich in halber Höhe des Cnidoblasten teilen, so daß also in der obern Hälfte der Bildungszelle die Fibrillenzahl mindestens doppelt so groß ist wie in der untern.

## VI. *Physalia*.

Auch die Nesselkapseln und Cnidoblasten von *Physalia* habe ich zwar untersucht, allein nur zu meiner Orientierung, mit dem Ergebnis, daß die von CHUN für diese Gattung entdeckten Muskelfasern nicht quergestreift sind, sondern den von WILL in neuester Zeit eingehend beschriebenen spiraligen Bau besitzen.

## VII. *Pelagia noctiluca*.

In den an fast allen Körperregionen dieser Meduse vorhandenen Nesselwülsten findet der Untersucher 2 verschiedene Formen von Cniden. Die eine größere ist in explodiertem Zustande in Fig. 71 abgebildet; über ihren Bau ist nichts Besonderes zu sagen. Sie besteht aus einer kugligen Kapsel, deren innerstes Häutchen in dem Faden sich fortsetzt, der mit Spiralreihen (vermutlich 3) von Borsten besetzt ist. Im Ruhestadium ist der Schlauch wie ein Tau zusammengerollt. Die zweite kleinere Cnidenform, die auf den Tentakeln häufiger ist als die große, wogegen letztere in den Nesselwülsten auf der Exumbrella vorherrscht, trifft man an konserviertem Material verhältnismäßig selten entladen an. Die innere Wandung des länglichen ovalen Bläschens geht in einen langen, mit größern Stacheln bewehrten Achsenkörper und dieser wieder in den eigentlichen Faden über, der in seinem Anfangsteil Härchen tragen kann, dessen Ende aber völlig glatt ist (Fig. 72). Befindet sich das Halsstück noch innerhalb der Kapsel, so birgt es auch, wie man voraussehen kann, in seinem Innern die Stilete und geht am untern Pol des Bläschens in den Faden über; dieser steigt, dem Achsenkörper parallel, wieder zur Entladungsöffnung empor und legt sich dann in Windungen, die als regelmäßige, nach unten verlaufende Spiraltouren den Achsenkörper und den diesem gleichgerichteten aufsteigenden Fadenabschnitt umgürten. Außer diesen beiden häufigsten Cnidenformen scheint in den Nesselbatterien der Umbrella noch eine größere

seltne ohne Achsenkörper und eine sehr kleine Nematocysten-Art vorzukommen.

Das Ectoderm des Tentakels wird an den Stellen, an welchen sich viele Nesselorgane befinden, zu einer außerordentlichen hohen Zellenlage. Einen Teil eines Querschnitts durch einen Tentakel habe ich in Fig. 73 wiedergegeben, in der die Konturen der benachbarten ectodermalen Wülste nur angedeutet sind. Die Stützlammelle (Fig. 73 *Stl*) hat sich als breiter Balken in die Ectodermkuppen hineingedrängt. Sobald diese Membran in letztere eintritt, sieht man von ihr mit Hämatoxylin sich intensiv färbende Fasern ausgehen, die zu den zahlreich vorhandenen Nesselorganen emporstreben und in deren nächster Umgebung enden. FR. MÜLLER (46) und CLAUS (15) haben im Ectoderm der von ihnen untersuchten *Charybdaea marsupialis* ähnliche Gebilde aufgefunden. Der letztere beschreibt sie folgendermaßen: „Während des Emporrückens der sich bedeutend verlängernden Nesselzelle differenzieren sich am basalen Teile derselben sechs oder mehr lange strahlförmige Fäden, die sich aber intensiv mit Carmin, noch stärker mit Haematoxylin tingieren und vielleicht muskulös sind. FR. MÜLLER beschreibt dieselben bereits als cylindrische Fäden, welche die spindelförmige Nesselzelle umgeben und vom Rande einer die Basis der Nesselzelle umhüllenden Scheide entspringen sollten. Es handelt sich jedoch wohl nicht um separate Gebilde, sondern um den umgebildeten Basaltheil des Cnidoblasten, welcher dem auch in andern Fällen sehr langen, aber einfachen Träger entspricht, in unserem Falle nur meist in sechs Fäden gespalten ist. Dieselben sitzen basalwärts der Stützlammelle auf und gehen mit ihrem distalen zu einer dünnen Faser ausgezogenen Endabschnitt in die membranartige Umhüllungsmembran des Nesselorgans über, in der ich, zumal da an derselben häufig noch der Kern enthalten ist, nur einen Rest des Cnidoblasten erkennen kann.“ Bei *Pelagia* ist die Anzahl der vorhandenen Fasern eine variable, es können 3, 4, ja auch 10 und noch mehr sein. Sie sitzen mit breiter, oft zerteilter Basis der mächtigen Stützlammelle auf und ziehen unter wellenförmigen Krümmungen zu den Kapseln empor (Fig. 73).

Daß sie, wenigstens bei *Pelagia*, nicht in die Umhüllungsmembran der Kapsel eintreten, glaube ich mit Bestimmtheit behaupten zu können. Sie verlaufen bis zu ihrem äußersten Ende in dem das Bläschen umgebenden Protoplasma, wie es aus der Fig. 74 auch zu sehen ist, welche einen Schnitt wiedergibt, der quer zur Längsachse



der Kapsel ungefähr durch dessen Mitte und das benachbarte Plasma geführt wurde. Durch die Einwirkungen der Reagentien ist letzteres von der Wandung der Kapsel zurückgetreten, zeigt aber deutlich in seinem Innern die Querschnitte einer Menge jener Fasern, die wir in Fig. 73 in seitlicher Ansicht erblickten. Nicht nur im Umkreise der Microcniden, sondern auch in der Nachbarschaft der Macrocniden treten diese eigenartigen Gebilde auf; ihr Vorkommen ist überhaupt an das der Cniden gebunden.

Wenn CLAUS (15) die Möglichkeit aufstellt, daß die beschriebenen Fasern muskulös seien, so, glaube ich, hat er mit dieser Vermutung das Richtige getroffen. Obwohl ihre Entstehung noch unklar, sind sie doch jedenfalls von besondern, den Cnidoblasten umgebenden Zellen erzeugt worden. Da nun den beschriebenen Cnidocyten eine eigne Cnidoblastenmuskulatur, wie ich sie bei einer ganzen Reihe anderer Cölenteraten geschildert habe, zu fehlen scheint, so liegt die Annahme sehr nahe, daß die beschriebenen Strukturen bei der Explosion der Cnide die Stelle der Cnidoblastenmuskulatur übernehmen. Ich beschreibe sie als akzessorische Muskelfasern.

Die Nematocyten, die die Nesselwülste der Exumbrella, der Mundkrausen usw. ausmachen, zeigen hinsichtlich der muskulösen Elemente geringe Abweichungen. In der Umgebung der großen Cniden treffen wir allerdings auch wieder die gleichen muskulösen Fasern an, die rings um die Kapsel herum liegen und in der Nähe ihrer Explosionsöffnung enden. Die kleinen Nematocyten der Umbrella besitzen einen plasmatischen Stiel (Fig. 75), der einen Stielmuskel erzeugt, welcher wie bei andern Cnidariern aus einzelnen Fibrillen zusammengesetzt sein muß, da er sich wie bei diesen im Zellkörper des Cnidoblasten in einzelne Muskelfasern auflöst, welche der Länge nach über die Kapsel hinwegziehen, bis sie, am Entladungspol angekommen, enden.

So besitzen diese kleinen Cnidocyten eine echte Cnidoblastenmuskulatur. Außerdem ist aber jede noch, wie Fig. 75 zeigt, mit 2 oder mehreren akzessorischen Muskelfasern ausgestattet.

Trotz dieser eigenartigen Verhältnisse sind also auch die Cniden von *Pelagia* mit Muskelfasern versehen, welche bei der Explosion der Kapsel in Tätigkeit treten können.

VIII. *Olindias mülleri*.

Zur Untersuchung der Nesselorgane von *Olindias* standen mir nur Tentakelstückchen zur Verfügung, so daß ich also über die an andern Körperstellen der Meduse vorhandenen Cniden keine Angaben machen kann. Die Tentakel haben nur eine Art von Cniden (Fig. 78 a) aufzuweisen; wie diese im explodierten Zustande aussehen, vermag ich nicht anzugeben, denn entladene Kapseln konnte ich leider nicht auffinden. In bezug auf die Nesselkapselmuskulatur zeigen sie Verhältnisse, die sich nur wenig von den bei *Pelagia* aufgefundenen unterscheiden. An einem mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin gefärbten Schnitt durch einen Tentakel fallen innerhalb der Nesselwülste sofort breite blaue Bänder auf, die mit ihrer Basis der Stützlamelle aufsitzen. Die Fig. 76, die einen Teil eines Tentakelquerschnitts wiedergibt, zeigt eine größere Anzahl dieser Fasern der Stützlamelle aufsitzend und gegen die freie Oberfläche des Epithels sich erhebend. Epithelzellen wie auch die Cniden selbst habe ich der Übersichtlichkeit halber nicht eingezeichnet, wohl aber die ectodermale Längsmuskulatur des Tentakels, die man in Gestalt tiefblau gefärbter Punkte im Querschnitt der Stützlamelle dicht aufliegend findet (Fig. 76 m). Ebenso wie diese anerkannt muskulösen Fasern haben sich auch die breiten Stränge gefärbt, die in der Mitte der Figur sich senkrecht von der Stützlamelle erheben und in gleich starker Ausbildung nur dort angetroffen werden, wo eine Nesselbatterie vorhanden ist. Sie werden, wie auch aus der Figur ersichtlich, durch das Zusammenlöten einer Menge feinsten Fibrillen gebildet, die auch so innig miteinander verknüpft sein können, daß das ganze Bündel wie in Fig. 77 als solider Strang erscheint. Die letzte Figur läßt auch erkennen, daß die blauen Bänder bei ihrer Vereinigung mit der Stützlamelle in zarte Fäserchen zerfallen, die noch eine Strecke in diese hinein sich verfolgen lassen. Die breiten Fasern gruppieren sich zu 2—4 rings um die einzelnen Kapseln. Am untern Pol der Cnide zerfällt jeder einzelne Balken in eine große Anzahl feiner Fibrillen, die dann, sich immer in der Nähe der Kapsel haltend, nach oben der Cuticula zu ziehen. Dadurch wird die betreffende Nesselkapsel allseitig von diesen Fibrillen eingeschlossen, wovon man sich leicht an einem Querschnitt durch eine Nematocyte überzeugen kann. Erwähnen will ich noch, daß bei der Maceration diese breiten Stränge mit ihren feinen

Fibrillen stets in Verbindung mit ihrer Kapsel bleiben, wodurch auch ihre physiologische Zugehörigkeit zur Cnide bewiesen wird. Wenn auch mein Material eine eingehende histologische Untersuchung nicht zuließ und ich über die morphologische Zugehörigkeit der blauen Fasern zu irgendwelchen Zellen keine Auskunft geben kann, so scheint mir doch soviel sicher zu sein, daß sie keinesfalls vom Cnidoblasten erzeugt werden, da sie auch an solchen Stellen der Batterie vorkommen, an denen Cniden selbst noch nicht vorhanden sind. Ich nehme daher an, daß sie wie bei *Pelagia* von besondern, die Cnidoblasten umgebenden Zellen erzeugt werden.

Wie bei *Pelagia* erhebt sich auch im Falle unserer *Olindias* die Frage nach der Natur dieser Fasern. Es kann sich wohl nur um zwei Möglichkeiten handeln: sie sind entweder Stütz- oder Muskelfasern. Sind es Stützelemente, so wird man jedenfalls konstatieren müssen, daß sie nicht Fortsetzungen der Stützlamelle sind, denn sie verhalten sich färberisch grundverschieden von dieser. Ich halte aber ihre Auffassung als Stützfasern für ganz ausgeschlossen, weil sie sich nicht überall im Ectoderm finden, sondern nur in Begleitung der Nesselwülste, die gerade einer Stütze am wenigsten bedürfen, weil die ihnen eingelagerten Cniden denselben an sich schon hinreichend Widerstandsfähigkeit verleihen.

So kann ich dieselben nur für Muskelfasern ansprechen, eine Auffassung, für die einmal spricht, daß sie sich färberisch und in bezug auf Lichtbrechungsvermögen genau so verhalten wie die ectodermalen Längsmuskeln, dann aber auch die enge Verbindung mit den Cniden, für die nur ein Muskelapparat Sinn hat. Nach dieser Auffassung würden sie also der Kategorie der akzessorischen Muskeln gleich denen von *Pelagia* zuzurechnen sein.

### Die Entladung der Nesselorgane.

Nachdem ich versucht habe, auf den vorhergehenden Seiten eine möglichst eingehende Schilderung der Cnidocyten einzelner Cnidarier zu geben, möchte ich im Folgenden das Fazit aus diesen Untersuchungen ziehen und die Beziehungen der einzelnen Cnidoblastenelemente zur Explosion der Kapsel etwas näher ausführen. Zuvor möchte ich einen kurzen Überblick über die hierauf bezügliche Literatur geben.

Wichen schon die Befunde der einzelnen Autoren hinsichtlich



des Baues der Nematocyten voneinander ab, so mußten erst recht die Angaben über Ursache und Art und Weise der Explosion der Cnide differieren; denn bei der enormen Schnelligkeit, mit der die Entladung einer Kapsel vor sich geht, ist es einzig und allein der histologische Aufbau der Cnidocyte, der uns Aufschluß über den Mechanismus der Explosion zu liefern vermag. In dem geschichtlichen Überblick, den MÖBIUS (45) am Schlusse seiner für alle späten Untersuchungen der Nesselorgane grundlegenden Arbeit gibt, finde ich noch verschiedene Forscher erwähnt, deren Ansichten, obschon sie veraltet sind, dennoch des Interessanten genug bieten, so daß es wohl wert ist, sie in der Literaturangabe zu erwähnen. Leider standen mir deren Arbeiten nicht zur Verfügung, so daß ich nur die Angaben von MÖBIUS darüber hier anführen kann.

Nach MÖBIUS soll FREY den Anstoß zur Entladung der Kapsel in der spontanen oder reflektierten Kontraktion der Haut und des oberflächlichen Körperparenchyms, ECKER und GEGENBAUR in einem von außen auf die Kapsel wirkenden Druck erblickt haben. DUJARDIN glaubte, daß durch das endosmotische Eindringen des Wassers die Explosion des Bläschens veranlaßt würde, während GOSSE annahm, daß die Flüssigkeit im Innern der Kapsel einer großen Ausdehnung fähig sei und den Schlauch herauspresse, wenn auf sie selbst ein bestimmter Reiz ausgeübt werde.

MÖBIUS selbst dachte sich den Mechanismus der Entladung, wie folgt: An der Kapsel wirken zwei Kräfte gegeneinander. Die eine ist die Elastizität der Kapselwand, die bestrebt ist, ihren eignen Umfang zu vermindern. Der Druck der Kapselwand muß sich allseitig durch die Flüssigkeit im Innern des Bläschens bis zum Achsenkörper hin fortpflanzen. In ihm ist der Sitz der der ersten entgegenwirkenden andern Kraft; es ist dies die ausdehnende Elastizität seiner Haarspiralen. Letztere ist schon vom Entstehen der Härchen an mit immer größerer Kraft, je umfangreicher die Borsten werden, wirksam. So muß allmählich ein Zustand geschaffen werden, wo ein geringer Anstoß, den MÖBIUS im Druck der umgebenden Gewebe sieht, genügt, der elastischen Kapselwand das Übergewicht zu verschaffen und durch ihren Druck auf die Kapselflüssigkeit, den Schlauch aus der Bläschenöffnung herauszutreiben.

F. E. SCHULZE (61) wandte gegen diese Theorie ein, daß nach der Auffassung von MÖBIUS die Nesselorgane sich stets in Masse entladen müßten, wogegen er selbst sich von der stets lokalen



Explosion der Cniden überzeugt hätte. Den Anlaß zur Ausstülpung erblickte SCHULZE in einem von außen kommenden Druck. Dieser müßte zuerst auf das Cnidocil wirken, das SCHULZE als Bestandteile jeder einzelnen Nesselzelle aufgefunden hatte. Dann würde der Druck entweder direkt auf die als Basis jedes Härchens dienende Protoplasimahülle der Nesselzelle und durch diese dann auf die Seitenwand der Kapsel übertragen, oder das Protoplasma der Nesselzelle würde durch den mechanischen Reiz zur Kontraktion veranlaßt.

Bis jetzt waren den Autoren immer die Fortsätze der Nemato-cyten entgangen — F. E. SCHULZE konstatierte sie am Cnidoblasten von *Syncoryne sarsii*, äußerte sich aber nicht über ihre Natur —, doch werden sie auch in der ersten Zeit ihres Auffindens noch nicht mit dem Entladungsvorgang in Verbindung gebracht. Man sah in ihnen entweder nervöse Elemente (KOROTNEFF bei *Lucernaria*, Gebr. HERTWIG bei Actinien) oder nur Stützfasern (HAMANN, 26). Der letzte Autor schloß sich zugleich den Ausführungen SCHULZE's in allen Teilen an.

In seiner Arbeit über *Charybdea marsupialis* beschrieb CLAUS (15) innerhalb des Cnidoblasten lange der Kapsel aufliegende Fäden, die er aus der Umbildung des Fortsatzes der Bildungszelle hervorgegangen dachte. Ihrer Natur nach hält er sie für wahrscheinlich muskulös.

Von nun an findet man von einer großen Anzahl von Forschern die Ansicht vertreten, der Stiel des Cnidoblasten oder andere besonders differenzierte Teile desselben wären muskulös und veranlaßten durch ihren Druck oder Zug die Explosion der dazugehörigen Kapsel.

Eine Hauptstütze dieser Theorie waren und sind noch die Befunde CHUN's (8) bei *Physalia*, wo er, wie bekannt, vom Plasma des Cnidoblasten ausgeschiedene Muskelfasern nachweisen konnte. CHUN nahm an, daß eine Berührung des Cnidocils genüge, um den Reiz auf die Muskulatur der Bildungszelle zu übertragen, die ihrerseits bei ihrer Kontraktion einen starken Druck auf die Kapselwand ausüben und dadurch die Explosion der Cnide veranlassen müsse. Andererseits wird beim Fehlen der Muskulatur innerhalb der Bildungszelle allein der Zug, durch den beim Kontrahieren des Cnidoblastenstiels das Bläschen auf die darunterliegenden Gewebe aufgedrückt wird, eine Entladung der Kapsel hervorrufen können. In ihren Grundzügen wurde die Auffassung CHUN's geteilt von

JIKELI (32), von v. LENDENFELD (38—40), NUSSBAUM (49) und MURBACH (48).

Gegen CHUN's Theorie führte aber GRENACHER (22) als Hauptargument an, daß im allgemeinen bei Cölenteraten Muskelkontraktionen in einem langsamen Tempo vor sich gehen, also auch die Explosion einer Cnide erst geraume Zeit nach der Übertragung des Reizes statthaben könnte. Das Tier, das den Reiz verursachte, wäre dann aber schon längst außer Schußweite. GRENACHER glaubte nun bei der Untersuchung der Nesselorgane von *Hydra* in deren Umhüllungs-membran besondere Strukturen aufgefunden zu haben, die er in Beziehung mit dem Entladungsvorgang brachte.

IWANZOFF (30) betrachtete als Hauptfaktor bei der Entladung einen Bestandteil der Cnidocyten, der bis jetzt nach dieser Richtung hin noch nicht untersucht worden war, nämlich das Nesselsecret selbst. Der Kapselinhalt ist nicht flüssig, wie die ältern Autoren annahmen, sondern gallertig und muß daher, wenn er mit Wasser in Berührung kommt, aufquellen und die Cnide zur Explosion bringen. Vor dem Eindringen des Wassers wird diese geschützt durch die dicke äußere Kapselmembran und den Deckel. Bei normaler Entladung wird der letztere stets zuerst abgeworfen und zwar dadurch, daß die benachbarten Zellen auf die Kapsel drücken. Dann diffundiert das umgebende Wasser durch die Wandung des Achsenkörpers hindurch, kommt mit dem Secret in Berührung, bringt es zum Aufquellen, und durch dessen Volumvergrößerung wird dann der Faden nach außen ausgestoßen.

Während SCHNEIDER (54, 55) in seinen ältern Arbeiten muskulösen Elementen den Hauptanteil an der Entladung zusprach, schließt er sich in seinen neuesten Untersuchungen (59) IWANZOFF an, nur glaubt er, daß die Ablösung des Kapseldeckels durch in der Zelle selbst gelegene Kräfte veranlaßt wird.

Ich möchte gleich näher auf die SCHNEIDER'sche Theorie eingehen. Er unterscheidet bei der Entladung einer Cnide 6 verschiedene Stadien, von denen die „Reizphase“ das erste ist. Diese äußert sich nach im folgendermaßen: „Das Cnidocil empfängt den Entladungsreiz und leitet ihn über auf die Sprenglinie, mit der es jedenfalls in directer Verbindung steht.“ Um zu erklären, was SCHNEIDER unter „Sprenglinie“ versteht, muß ich noch einiges hinzufügen. Er findet an den Cnidocyten der Siphonophoren am Entladungspol einen eigenartigen Apparat, den er als konischen Aufsatz bezeichnet. Der Konus ist an der Sclera, der äußern Kapselwand,

befestigt und ist eigenartig strukturiert. Seine ganze Wandung ist der Sitz einer Längsfältelung, die in der Nähe des Cnidocils am stärksten ausgeprägt ist. Diese Streifung wird als der Ausdruck eines Spannungszustandes der Membran aufgefaßt, der mit dem Wachstum auch an Stärke zunimmt und bei gleichmäßig fortschreitendem Wachstum sicher den Deckel absprengeu würde. Eine ganz besondere und momentane Steigerung erfährt dieses Wachstum aber, sowie durch das Cnidocil ein geeigneter Reiz zugeleitet wird. Als Sprenglinie wird nun in der gefältelten Membran diejenige Kreislinie bezeichnet, in der dann von ihr der entscheidende Druck auf den Kapseldeckel ausgeübt wird.

Nach SCHNEIDER soll aber, um auf das obige Zitat zurückzukommen, das Cnidocil, das den empfangenen Reiz direkt auf die gefältelte Membran überträgt, auch mit dieser in Verbindung stehen, außerdem soll es nach seinen weitem Angaben durch die Cnidocilröhre vom umgebenden Protoplasma isoliert sein, um eine möglichst rasche Leitung herzustellen. Demgegenüber habe ich konstatieren können, daß bei den von mir untersuchten Cnidariern das Cnidocil niemals mit der gefältelten Membran, die wohl mit den von mir oftmals erwähnten streifenförmigen Verdickungen identisch ist, irgendwie in Verbindung stand. Ohne meine früheren Schilderungen dieser Strukturen hier noch einmal zu wiederholen, will ich an dieser Stelle nur erwähnen, daß der Cnidocilapparat mit seinen einzelnen Stäbchen stets weiter hinunterreicht als die vermeintlichen Falten. ja in einzelnen Fällen fast bis zum untern Pol der Kapsel zu verfolgen ist (Fig. 14). Meiner Meinung nach scheint das Cnidocil überhaupt dazu bestimmt zu sein, gleichzeitig auf mehrere Stellen den empfangenen Reiz zu übertragen, worauf die Zusammensetzung aus einzelnen Stäbchen und deren Auseinanderweichen an der Cnidocilbasis hindeuten mag. Daß keine Cnidocilröhre, wie SCHNEIDER sie sich vorstellt, vorhanden ist, habe ich mehr als einmal gezeigt und auch durch meine Zeichnungen bewiesen. Der Bau des Cnidocils spricht also in keiner Weise dafür, daß es den Reiz auf die „gefältelte Membran“ übertragen soll. Ist letztere nun in der Tat so strukturiert, wie SCHNEIDER angibt? Auch darin kann ich SCHNEIDER nicht recht geben. Ich sagte oben, daß die gefältelte Membran SCHNEIDER's wohl meinen streifenförmigen Verdickungen entspricht. Bei der Beschreibung der Produkte des Cnidoblasten wies ich darauf hin, daß die Streifen am Entladungspol eine ganz spezifische Neigung zum HEIDENHAIN'schen Hämatoxylin besitzen. Selbst bei weitestgehender



Extraktion des Farbstoffes halten die Streifen die Farbe fest, wenn das übrige Protoplasma des Cnidoblasten längst ganz blaß geworden ist. Die Färbung ist durchaus die gleiche, wie die der Stäbchen des Cnidocilapparats. Ebenso wenig wie man diese als Falten bezeichnen könnte, kann man daher auch die Streifen als Fältelungen deuten: es sind spezifische Strukturelemente des Protoplasmas von homogener Beschaffenheit und hohem Tinktionsvermögen. Wenn auch schon die eben ausgeführten Argumente bereits genügen, um die Haltlosigkeit der SCHNEIDER'schen Theorie darzutun, so halte ich es doch für zweckmäßig, noch etwas näher auf sie einzugehen.

Nach SCHNEIDER folgt auf die Reizphase die Sprengphase: „Auf den Entladungsreiz hin verstärkt sich momentan die Fältelung in der Sprenglinie und der dadurch hinreichend gesteigerte Druck auf die Kapselmündung lockert den Deckel in seiner Lage, treibt ihn vielleicht sogar aus der Mündung auf der Cnidocilseite heraus.“

Angenommen, allein die Sprenglinie gäbe den Anlaß zur Entladung, so müßte sie, oder vielmehr die gefältelte Membran, an allen Cnidocyten aufzufinden sein. Wir haben gesehen, daß *Velutella* 2 verschieden große Cniden-Arten hat, und konnten nur bei der einen einen konischen Aufsatz mit der eigenartigen Strukturierung wahrnehmen. Die andere Cnidenform könnte also nach SCHNEIDER's Hypothese nicht entladen werden, und gerade diese Kapselform trifft man am häufigsten in explodiertem Zustande an. Allerdings scheint das Fehlen der streifenförmigen Verdickungen an einer Nematocyten-Art auch gegen die von mir geäußerte Ansicht, daß nämlich durch sie das frühzeitige Auswerfen der Cniden verhindert werden soll, zu sprechen. Doch möchte ich darauf hinweisen, daß gewöhnlich jede einzelne Cnidenform eine bestimmte Aufgabe hat und daß sie ihrer Funktion entsprechend bald bis aufs äußere festgehalten wird, bald aber auch schon einem geringen Zuge nachgeben soll.

Als drittes Moment bei der Entladung der Kapseln beschreibt SCHNEIDER die „Saugphase“ wie folgt: „Der im Vacuum aufgespeicherte negative Druck reißt nach der Lockerung des Deckelverschlusses mit Ungestüm das Wasser aus dem Reservoir in die Kapsel hinein, wo es zunächst durch die Begrenzungsflächen des Vacuums hindurch mit dem Sekret in Berührung kommt.“ Das Vacuum denkt sich SCHNEIDER zwischen dem Kapseldeckel und dem obern Ende der Stiletanlage vorhanden.



Ein negativer Druck mag nun vorhanden sein in den Cniden mit scharf vom Nesselfaden abgesetztem Achsenkörper, in den kleinern Kapseln ohne erweiterten untern Schlauchabschnitt kann er jedoch nicht auftreten. Der Faden derartiger Cniden ist mit starren Börstchen besetzt, die sein Lumen vollkommen ausfüllen, außerdem ist auch Secret darin enthalten, das dieselben Eigenschaften wie das Kapselsecret hat, also auch hygroskopisch und quellbar sein muß. Eindringendes Wasser würde also zunächst den Fadeninhalt verquellen, ein Moment, das der Explosion nur hindernd entgegentreten kann. Erst nach Verflüssigung des Fadensecrets könnte die quellende Wirkung des Kapselinhalts auf den Faden einwirken und diesen eventuell zur Explosion bringen. Jedenfalls würde bei Zugrundelegung der SCHNEIDER'schen Ansicht die Explosion erst sehr langsam der Reizwirkung folgen. Andererseits kann bei den Cniden, bei denen der mit Secret erfüllte Faden unmittelbar am Entladungspol beginnt, ja selbstverständlich von einem Vacuum nicht die Rede sein. In dem 4. Stadium der Quellungsphase reißen die dicht gedrängten Secretkörnchen das Wasser an sich, verflüssigen sich und vergrößern dadurch ihr Volumen; in der Umstülpungsphase wird dann nach SCHNEIDER durch das Vordrängen des verquollenen Secrets in den Schlauch dieser allmählich umgestülpt und in der Angriffsphase bohren sich die Stilete in das Beutetier ein usw.

Aus dem Gesagten ergibt sich also, daß die Kräfte, die bei der Explosion einer Cnide den Kapseldeckel abheben, nicht die von SCHNEIDER herangezogenen sein können. Vor SCHNEIDER glaubt nun IWANZOFF (30) den Anstoß zur Entladung in einer Kontraktion der umgebenden Zellen gefunden zu haben. Doch auch diese Ansicht ist irrig, denn, wie schon SCHNEIDER ausführte, wäre in diesem Falle das jeder Nematocyte angehörige Cnidocil eine vollkommen zwecklose Einrichtung. GRENACHER (22), der als erster dieselben Faltungen, die SCHNEIDER an den Cnidocyten der Siphonophoren nachher auffand, an den Nesselorganen von *Hydra* nachgewiesen hatte, wurde ebenfalls durch die streifenförmigen Verdickungen und die Stäbchen des Cnidocils getäuscht. Mithin kann auch die von ihm aufgestellte Hypothese, wonach der Deckel erst nach Überwindung des in der gefalteten Schlotwand gegebenen Widerstandes abgesprengt werden kann, nicht die richtige Erklärung für den Entladungsvorgang enthalten. Die Auffassung von CLAUS und CHUN und ihren Nachfolgern (JIKELI, v. LENDENFELD, NUSSBAUM, MURBACH) teile ich, insoweit sie den Entladungsvorgang auf muskulöse Gebilde zurückführen. Doch

glaube ich nicht, daß der Cnidoblastenstiel einer vollständigen Kontraktion fähig ist, es müßte denn das Plasma der Bildungszelle überhaupt kontraktile sein. Denn stets wird der Ausläufer des Cnidoblasten von Plasma gebildet, das dem die Cnide umgebenden völlig gleicht. Die Deutungen, die die Autoren vor CLAUS für den Entladungsvorgang geben, können jetzt, wo wir in der Bildungszelle außer dem Cnidocil und dem Nucleus noch besondere kontraktile Elemente nachzuweisen imstande sind, wohl nicht mehr zur Erklärung der Explosion dienen.

Gestützt auf die histologischen Befunde denke ich mir den Entladungsvorgang einer Cnide folgendermaßen:

Ein beliebiger Reiz, der die mittlere Faser eines Cnidocils trifft, wird von ihr auf die benachbarten Stäbchen und durch diese auf eine größere Partie des Protoplasmas der Bildungszelle übertragen. Er veranlaßt die im Protoplasma liegenden Längsmuskelfasern zur Kontraktion, welche ihrerseits einen auf die Kapselwand und damit auf alle im Innern der Kapsel gelegenen Bildungen sich fortpflanzenden Druck hervorrufen muß. Die im Innern befindliche Secretmasse setzt demselben einen Gegendruck entgegen, der an der Verbindungsstelle zwischen Kapsel und Deckel aktuell wird und die Sprengung des letztern bewirkt.

Bei den mit Achsenkörper und Stiletten ausgerüsteten Cniden mag die Deckelsprengung noch dadurch unterstützt werden, daß die dolchartig zusammengelegten Stiletspitzen, die bis an die Deckelmitte hinanreichen, den Kapselverschluß bei der Explosion einfach durchbohren. Hierfür spricht jedenfalls, daß man bei *Hydra* meistens den Deckel in ungleich große Fetzen nach der Explosion zerrissen findet. Nach Abheben des Kapselverschlusses beginnt, immer noch als Folge des Zusammenziehens der muskulösen Elemente, der Achsenkörper sich nach außen umzustülpen. Bis jetzt konnte auch noch kein Wasser mit dem Kapselsecret in Berührung kommen, wie der in Fig. 58 dargestellte optische Durchschnitt durch eine halbentladene Kapsel wohl erklären wird. Denn wollte es seitlich in der Richtung der Pfeile eindringen, so müßte es, um zum Kapselinhalt zu gelangen, 2-, eventuell auch 3mal durch die Achsenkörperwandungen hindurchströmen. Würde es senkrecht zu der eben angegebenen Richtung, also von vorn, einzuströmen versuchen, so würde es auch nicht auf diesem Wege, wenigstens nicht momentan, mit dem Secret in Berührung kommen können; denn erstens wird die ganze Wand des Halsteils von den Stiletten bedeckt, zweitens

werden letztere, wie auch der Achsenkörper selbst, bei ihrem Vorstoßen resp. Umstülpen das Wasser vor sich herdrängen und ihm keine Zeit zum Hindurchdiffundieren gewähren. Meiner Meinung nach kann das Wasser mit dem Bläscheninhalt erst dann in Berührung kommen, wenn der Achsenkörper und das konische Zwischenstück schon vollständig umgestülpt sind. Dann diffundiert es durch die dünnen Wandungen des Halsteils, quellt das in dessen Lumen hineingetriebene hygroskopische Secret auf und unterstützt dadurch die weitere Umstülpung des Nesselschlauches. Daß in der Tat der Achsenkörper für Wasser durchlässig ist, wird durch die Fig. 61 bewiesen. Das im Lumen des Fadenanfangsteils zurückgebliebene Secret hat sich nach der Explosion blau gefärbt. Das Halsstück unterscheidet sich vom eigentlichen Faden dadurch, daß es für das Secret nicht durchlässig ist; am eigentlichen Faden findet man, wie ich schon ausführte, stets aus seinen Poren ausgetretene Secrettröpfchen, niemals aber am Halsstück (vgl. Fig. 61 u. 63).

Ohne irgendwie auf Widersprüche zu stoßen, kann man also allein schon durch den Druck der die Kapsel umspinnenden Muskulatur auf das Bläschen die Entladung einer Cnide erklären. In allen Fällen aber, wo ein Stielmuskel vorhanden ist — ich konnte ihn bei allen untersuchten Cnidariern nachweisen —, werden nicht allein seine in der Umgebung der Kapsel gelegenen Teilstücke, sondern auch er selbst zur Kontraktion angeregt. Wohl niemand wird bestreiten, daß die in Fig. 13 abgebildeten Stränge sich zusammengezogen haben. Mit dem medianen Strange kontrahiert sich natürlich auch das ihn umhüllende Plasma. Dadurch wird die ganze Nematocyte gegen die seitlichen und vor allem gegen die darunterliegenden Gewebelemente gepreßt, wodurch der Druck auf die Wandung des Bläschens verstärkt und damit die Entladung beschleunigt wird. Der Stielmuskel wird sich wohl nicht immer so stark kontrahieren, wie es die Fig. 13 wiedergibt; es werden allein schon wellige Krümmungen genügen (Fig. 19, 22, 68, 75), um die Entladung der Cnide durch Andrücken an die benachbarten Zellen hervorzurufen. Im erstern Falle erinnert der axiale Strang — nicht der Stiel des Cnidoblasten — an zusammengezogene Vorticellenstiele, nur sind die Spiralwindungen außerordentlich klein.

Hat die Nesselkapselmuskulatur durch die Kontraktion ihrer einzelnen Teile die Cnide zur Explosion gebracht, so ist damit ihre



Aufgabe, speziell die des Stielmuskels, noch nicht erschöpft. Letzterer hat dann noch die Bestimmung, durch seine Festigkeit wie auch durch seine Verknüpfung mit der Stützlamelle das Herausziehen der betreffenden Cnidocyte aus ihrem Zellverbande zu verhindern. Denn ein Nesselorgan, das nach seiner Entladung dem leisesten Zuge seitens des von ihm festgehefteten Beutetieres nachgibt, ist für den betreffenden Cnidarier vollkommen wertlos, es sei denn, das ausgespritzte Kapselsecret wäre ein plötzlich wirkendes Gift. Alles Nähere hierüber wird man im 2., als Fortsetzung dieser Arbeit erscheinenden biologischen Abschnitt angegeben finden. Wäre nun die betreffende Nematocyte ungestielt, so würde nicht allein die Kapsel, sondern auch ihre Bildungszelle nur zu leicht aus dem Zellverbande herausgerissen werden. Eine Vervollkommnung wäre schon die Anheftung des Cnidoblasten mittels eines langen Stiels an die Stützlamelle. Doch müßte auch dann noch das weiche Plasma des Fortsatzes außerordentlich leicht zerreißen, also auch das abgeschossene Nesselorgan seinen Zweck verfehlen. Ist aber der Stiel durch einen soliden axialen Strang gefestigt, so wird die Nematocyte gewiß einem kräftigen Zuge standhalten können, wie es auch in der Tat der Fall ist.

So hält also der Stielmuskel einerseits durch seine Insertion an der Stützlamelle, andererseits durch das Umfassen der Kapseln mit seinen feinem Ästen auf rein mechanische Weise die Bildungszelle in ihrem Zellverbande fest; die Kapsel selbst wird durch die streifenförmigen Verdickungen am Herausschlüpfen aus ihrem Cnidoblasten gehindert.

Wenn ich meine Ansicht über den Explosionsvorgang in knapper Weise formulieren darf, so nehme ich an, daß die Explosion durch die Muskelkontraktionen eingeleitet und bis zu einem gewissen Grade auch durchgeführt wird, daß sie aber nach Eindringen des Wassers in das Innere der Kapsel und des Schlauches durch Aufquellung des Secrets im Sinne IWANZOFF's und SCHNEIDER's vollendet wird.<sup>1)</sup> Ich will es dahingestellt sein lassen, ob bei einzelnen Cölen-

---

1) Auf die Ansichten WILL's über die bei der Explosion in Frage kommenden Kräfte, wie sie in der bereits zitierten Abhandlung, sowie in einer weiteren Arbeit (Die Klebkapseln der Aktinien und der Mechanismus ihrer Entladung, Rostock 1909) zum Ausdruck kommen, ist es mir leider nicht mehr vergönnt, hier einzugehen. Erwähnt sei hier nur, daß WILL



teraten, vielleicht bei gewissen Siphonophoren oder Actinien, noch andere für die Explosion der Cniden notwendige Einrichtungen gefunden werden können, oder ob die Kontraktion des Cnidoblastenplasmas unter Umständen allein fähig ist, die Cnide zu entladen. Die Entscheidung hierüber bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, die ich für die nächste Zeit plane.

hinsichtlich der Funktion der Muskulatur dieselbe Anschauung vertritt wie ich selbst, daß er sich aber (speziell in seiner zweiten Arbeit) gegenüber der Annahme eines gallertigen Secrets von quellungsfähigem Charakter ablehnend verhält, dagegen noch einer Reihe anderer Faktoren eine mitwirkende Rolle zuschreibt.

### Literaturverzeichnis.

Allgemeine Lehrbücher und Sammelwerke sind in dem Verzeichnis nicht aufgeführt.

1. ALLMAN, GEO., On the structure and development of Myriothela, 1875.
2. ASPER, G., Beiträge zur Kenntnis der Tiefseefauna der Schweizerseen, in: Zool. Anz., Jg. 2, 1880.
3. BEDOT, M., Recherches sur les cellules urticantes, in: Recueil zool. Suisse, Vol. 4, 1888.
4. BRAUER, A., Ueber die Entwicklung von Hydra, in: Z. wiss. Zool., Vol. 52, 1891.
5. —, Ueber die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum ALL., ibid., Vol. 52, 1891.
6. BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntnis der Fischpsorospermien, ibid., Vol. 35, 1889.
7. CHUN, C., Die Greifzellen der Rippenquallen, in: Zool. Anz., Jg. 1, 1878.
8. —, Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten, ibid., Jg. 4, 1881.
9. —, Die Canarischen Siphonophoren, 1. Stephanophyes superba, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, 1891; 2. Monophyiden, ibid., 1893.
10. CIAMICIAN, J., Ueber den feineren Bau von Tubularia Mesembryanthemum, in: Z. wiss. Zool., Vol. 32, 1879.
11. —, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden, ibid., Vol. 30, 1830.
12. CITRON, E., Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues von Syncoryne Sarsii Lov., Dissert. Rostock, 1902.

13. CLAUS, C., *Physophora hydrostatica*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 10, 1860.
14. —, *Halistemma tergestinum*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 1, 1878.
15. —, Untersuchungen über *Charybdea marsupialis*, *ibid.*
16. DOWNING, E. R., The spermatogenesis of *Hydra*, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1905.
17. EHRENBERG, Ueber das Massenverhältnis der jetzt lebenden Kieselinfusorien etc., in: Physik. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, 1836 (ersch. 1838).
18. EIMER, TH., Nesselzellen und Samen bei Seeschwämmen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 8, 1892.
19. ERDL, P., Ueber Organisation der Fangarme der Polypen, in: Arch. Anat. Physiol., 1841.
20. GEGENBAUR, C., Beiträge zur näheren Kenntnis der Siphonophoren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 5, 1854.
21. GREEFF, R., *Protohydra Leuckartii*, *ibid.*, Vol. 20, 1870.
22. GRENACHER, H., Ueber die Nesselkapseln von *Hydra*, in: Zool. Anz., Jg. 18, 1895.
23. HAACKE, W., Zur Speciesunterscheidung in der Gattung *Hydra*, in: Zool. Anz., Jg. 2, 1879.
24. —, Zur Blastologie der Gattung *Hydra*, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 14, 1880.
25. HAECKEL, C., Siphonophoren, in: Rep. Sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 28, 1888.
26. HAMANN, O., Der Organismus der Hydroid-Polypen I u. II, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 15, 1882.
27. —, Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei *Hydra*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 37, 1882.
28. HERTWIG, R., Ueber Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*, in: Festschr. ROSENTHAL, Leipzig 1906.
29. HERTWIG, O. u. R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, 1878.
30. IWANZOFF, N., Ueber den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten, in: Bull. Soc. Natural. Moscou, 1896.
31. JÄGER, G., Ueber das spontane Zerfallen der Süßwasserpolyphen nebst einigen Bemerkungen über Generationswechsel, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 39, 1860.
32. JIKELI, C., Ueber den histologischen Bau von *Eudendrium racemosum* und *Hydra*, in: Morphol. Jahrb., Vol. 8, 1882.
33. —, II. Bau der Hydroidpolyphen, *ibid.*
34. KERSCHNER, L., Zur Entwicklungsgeschichte von *Hydra*. Vorl. Mittheilung, in: Zool. Anz., Jg. 3, 1880.
35. KLAATSCH, H., Ueber Stielbildung bei *Tubularia mesembryanthemum* ALLM., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 27, 1886.

36. KLEINENBERG, U., Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, 1872.
37. KOROTNEFF, A., Zur Histologie der Siphonophoren, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 9, 1886.
38. v. LENDENFELD, R., Ueber Coelenteraten der Südsee, in: Z. wiss. Zool., Vol. 37, 1882.
39. —, Ueber Wehrpolypen und Nesselzellen, *ibid.*, Vol. 37, 1882.
40. —, Die Nesselzellen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 7, 1887—1888.
41. LEUCKART, R., Zoologische Untersuchungen. I. Die Siphonophoren, 1853.
42. LEYDIG, F., Bemerkungen über den Bau der Hydra, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1854.
43. MARSHALL, W., Ueber einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolyphen und über eine neue Form von *Hydra viridis*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 37, 1882.
44. MERESCHKOWSKY, in: Ann. Mag. nat. Hist. (5), Vol. 2, 1878.
45. MÖBIUS, C., Ueber den Bau, Mechanismus und die Entwicklung der Nesselkapseln, in: Abh. naturw. Ver. Hamburg 1866.
46. MÜLLER, FR., Zwei neue Quallen von St. Catharine (Brasilien), in: Abh. naturf. Ges. Halle, 1859.
47. —, Ueber die systematische Stellung der Charybdeiden, in: Arch. Naturg., Jg. 1861.
48. MURBACH, L., Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden, *ibid.*, Jg. 60, Bd. 1, 1884.
49. NUSSBAUM, M., Ueber Theilbarkeit der lebenden Materie II. in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 29, 1887.
50. RÖSEL VON ROSENHOF, A. J., Insektenbelustigung. Teil 3. Nürnberg 1755.
51. PAGENSTECHE, A., Zur näheren Kenntniss der Velelliden-Form *Rataria*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 12, 1862.
52. SCHÄFFER, J. CHR., Die Armpolypen in den süßen Gewässern um Regensburg, Regensburg 1754.
53. —, Die grünen Armpolypen, die geschwänzten zackigen Wasserflöhe etc., Regensburg 1755.
54. SCHNEIDER, C. K., Histologie von *Hydra fusca* mit besonderer Rücksicht auf das Nervensystem der Hydroidpolypen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 35, 1890.
55. —, Einige histologische Befunde an Coelenteraten, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 27, 1892.
56. —, Mittheilungen über Siphonophoren. I. Nesselzellen, in: Zool. Anz., Jg. 17, 1894.
57. —, Mittheilungen über Siphonophoren. II. Grundriss der Organisation der Siphonophoren, in: Zool. Jahrb., Vol. 9, Anat., 1896.



58. SCHNEIDER, C. K., Mitteilungen über Siphonophoren. III. Systematische und andere Bemerkungen, *ibid.*, Vol. 21, 1888.
  59. —, Mitteilungen über Siphonophoren. IV. Nesselknöpfe. in: *Arb. zool. Inst. Wien*, Vol. 11, 1899.
  60. —, Mitteilungen über Siphonophoren. V. Nesselzellen, *ibid.*, Vol. 12, 1900.
  61. SCHULZE, F. E., Ueber den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*, 1871.
  62. —, Ueber den Bau und die Entwicklung von *Syncoryne Sarsii*, 1873.
  63. v. SIEBOLD, TH., Vergleichende Anatomie der wirbellosen Thiere, 1858.
  64. TOPPE, O., Über die Wirkungsweise der Nesselkapseln von *Hydra*, in: *Zool. Anz.*, Jg. 33, 1909.
  65. TREMBLEY, A., Mémoire pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce, 1744.
  66. WAGNER, R., Ueber muthmassliche Nesselorgane der Medusen und das Vorkommen eigenthümlicher Gebilde bei wirbellosen Thieren, welche eine neue Klasse von Bewegungsorganen zu constituiren scheinen, in: *Arch. Naturg.*, Jg. 1841, Bd. 1.
  67. WEISMANN, A., Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden, in: *Zool. Anz.*, Jg. 3, 1880.
  68. —, Ueber den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden, *ibid.*
-

### Erklärung der Abbildungen.

- absta* absteigender Ast des Fadenknäuels  
*aw* äußere Kapselwand  
*ax* Achsenkörper  
*bstn* kleine Borsten am konischen Zwischenstück  
*cn* Cnidocil  
*Cnbl* Cnidoblast  
*cnst* Stäbchen, die das Cnidocil zusammensetzen  
*cnstl* Stiel des Cnidoblasten  
*cv* konisches Zwischenstück  
*Cut* Cuticula  
*d* Deckel der Kapsel  
*Ec* Ectoderm  
*En* Entoderm  
*ep* Explosionsöffnung  
*fkn* Fadenknäuel, vom axialen Strang gebildet  
*fln* Falten in der Wandung des Achsenkörpers  
*fn* Nesselfaden  
*iw* innere Kapselwand  
*K* große Kapselform (Macrocnidie)  
*k* kleine Kapselform (Microcnidie)  
*lm* Längsmuskelstränge  
*m* Längsmuskelstränge des Tentakels  
*mc* Cnidoblasten  
*mf* mittlere Faser des Cnidocils  
*nn* Netzwerk  
*mstr* medianer oder axialer Strang  
*mu* Umhüllungsmembran der Kapsel  
*n* Kern  
*r* Ring der streifenförmigen Verdickungen  
*rm* Ringmuskellage  
*sple* Spirale des axialen Stranges

*spv* spindelförmige Auftreibung des Cnidoblastenstiels  
*st* große Borsten (Stilete) am Achsenkörper  
*Stl* Stützlamelle  
*str* streifenförmige Verdickung am Entladungspol

Alle Zeichnungen sind, sofern es nicht besonders erwähnt ist, mit Apochr. 2,0 mm, Apert. 1,30 und dem Kompensationsokular 12 unter Zuhilfenahme des Zeichenapparats ausgeführt worden.

Tafel 13.

Fig. 1—18. *Verella spirans*.

Fig. 1. Zeigt eine in ihrer Längsrichtung durchschnittenen große eiförmige Cnide und neben dieser eine kleine zylindrische Kapsel mit dem in ihrem Innern zusammengelegten Faden. Beide Nesselorgane sind gestielt. Der Kern der großen Nematocyte hat deutlichen Nucleolus. Im Innern der eiförmigen Kapsel erblickt man den Stiletapparat (*st*) und diesen umschließend die Wandung des Achsenkörpers. Am Boden des Bläschens befindet sich das mitgefärbte Secret. HEID. Häm.

Fig. 2. Ein explodiertes großes Nesselorgan. In der Wandung des Achsenkörpers (*ax*) sind einzelne Falten (*fln*) sichtbar.

Fig. 3. Eine querdurchschnittene große Kapsel. Inmitten des Bläschens erblickt man die rundlichen Querschnitte der an ihrer Basis getroffenen Stilete. Man erkennt ein deutliches Lumen in der Mitte jeder einzelnen Borste. Alle 3 Stilete werden von dem Achsenkörper (*ax*) umhüllt. HEID. Häm.

Fig. 4. Querschnitt durch eine Kapsel mit umgebenden Cnidoblasten. Oberhalb des Fadenknäuels (*fkn*) liegt der blasse Kern (*n*). Auf der gegenüberliegenden Seite sieht man 7 blaue Punkte, die Querschnitte des absteigenden Astes und seiner Verästelungen. HEID. Häm.

Fig. 5. Längsschnitt durch eine Bildungszelle. Das Fadenknäuel ist ziemlich locker. Man erkennt, daß es aus unregelmäßigen Spiralwindungen des axialen Stranges (*mstr*) gebildet wird. Ferner löst sich aus seinem obern Abschnitte der absteigende Ast (*absta*) los, der sich an seinem untern Ende gabelt. Am obern Rande des Cnidoblasten sieht man 3 mitgetroffene Stäbchen des Cnidocils. HEID. Häm.

Fig. 6. Das Fadenknäuel bildet in dieser Figur einen undurchsichtigen Ballen. Auch von den Spiralwindungen des Stielmuskels (*mstr*) ist nichts zu erkennen. Man sieht jedoch den absteigenden Ast, der sich erst kurz vor dem Berühren der Cuticula in feinere Äste auflöst. Diesem gegenüber sind 2 Stäbchen des langen Cnidocils sichtbar. HEID. Häm.

Fig. 7. In dieser Figur verläuft der absteigende Ast ungeteilt. Von dem Fadenknäuel ist nur die äußerste Spitze mit angeschnitten worden. Deutlich sind die Windungen des axialen Stranges. HEID. Häm.

Fig. 8. Zeigt auch die Loslösung des absteigenden Astes aus dem Knäuelwerk und seine Teilung in 2 Fibrillen. HEID. Häm.

Fig. 9. Hier scheint das Cnidocil direkt aus dem Fadenknäuel zu entspringen. Seine mittlere Faser (*m'*) überragt etwas die Cuticula. HEID. Häm.

Fig. 10. Zeigt in schematischer Weise alle im Cnidoblasten von *Veella* vorkommenden Elemente.

Fig. 11. In ihr sind die Endabschnitte 4 verschiedener Cnidoblastenstiele wiedergegeben. In Fig. 11a ist keine spindelförmige Anschwellung vorhanden, der axiale Strang verläuft ungeteilt, zerfällt aber kurz vor der Stützlamelle in mehrere Fasern. In Fig. 11b ist der Stiel schon an einer Stelle etwas verdickt. Oberhalb dieser Verbreiterung sieht man 2 nebeneinander verlaufende Fibrillen des axialen Stranges. In Fig. 11c u. d ist die Auftreibung des Cnidoblastenstiels noch beträchtlicher. Sie wird durchsetzt von den Elementen des axialen Stranges, die sich vor der Stützlamelle noch einmal wieder vereinigen und dann wieder in feinste Fäserchen zerfallen, die eine feste Verknüpfung mit der Stützmembran bewirken. HEID. Häm.

Fig. 12. Ein Längsschnitt durch einen Cnidoblasten. Der absteigende Ast hat sich auch in 2 Fasern gesondert, die sich jedoch bald wieder vereinigen. Die Umhüllungsmembran der Kapsel ist als ganz feines Häutchen erkennbar.

Fig. 13. Diese Zeichnung gibt 2 zusammengezogene Stränge wieder. An dem einen linken Stiel befindet sich noch der obere Abschnitt der Bildungszelle, der im Präparat durch das Zusammenschnurren des axialen Stranges von der Cuticula fortgezogen worden war. HEID. Häm.

Fig. 14. Die das Cnidocil zusammensetzenden Elemente reichen außerordentlich weit herab. HEID. Häm.

Fig. 15. In Fig. 15a blickt man auf den Fuß des Cnidocils von oben herab und sieht, daß es sich aus 7 Stäbchen zusammensetzt. In Fig. 15b sind die zu äußerst gelegenen Fäserchen seitlich vorgerückt. Bei noch höherer Einstellung (Fig. 15c) haben sich die Stäbchen ringförmig geschlossen und einen von sich in die Mitte genommen (*m'*). Dieses übertrifft die andern stets an Länge. HEID. Häm.

Fig. 16. Zeigt einen Blick auf die streifenförmige Verdickung, die nur der Cnidoblastenrand der großen birnförmigen Cniden aufweisen kann. HEID. Häm.

Fig. 17. Gibt dasselbe wieder, nur bei seitlicher Ansicht. Am obern Rande befinden sich die Cnidocilelemente. HEID. Häm.

Fig. 18. Ein Schnitt durch einen noch nicht entwickelten Cnidoblasten. Der Stiel hat noch nicht seine definitive Länge erreicht, mithin ist die noch unreife Kapsel noch nicht an die Cuticula gerückt. Der axiale Strang und die spindelförmige Verbreiterung sind auch noch nicht vollkommen ausgebildet, wie auch die Vereinigung mit der Stützmembran noch nicht stattgefunden hat. HEID. Häm.



## Tafel 14.

Fig. 19—31. *Tubularia mesembryanthemum*.

Fig. 19. Eine Macrocnide mit Bildungszelle. Im Stiele der letztern der axiale Strang, der in eine aus 5 Bändern bestehende, die Kapsel umschließende Ringmuskellage übergeht. Die einzelnen Bänder sind untereinander durch dünne Querstränge verbunden. An der rechten Seite des Cnidoblasten gewahrt man das Cnidocil, an der gegenüberliegenden den chromatinreichen Nucleus. HEID. Häm.

Fig. 20. Gibt auch die Ringmuskulatur wieder, die in diesem Falle aus 8 Fasern besteht, von denen sich die unterste losgelöst hat. HEID. Häm.

Fig. 21. Querschnitte durch Macro- und Microcniden mit ihren Bildungszellen, die in Höhe der Ringmuskellage geführt sind. HEID. Häm.

Fig. 22. Eine Microcnide von *Tubularia* mit ihren Elementen. Sie zeigt denselben Aufbau wie die großen Nematocyten. HEID. Häm.

Fig. 23. Entladungsöffnungen großer und kleiner Nematocyten von oben betrachtet. Der Rand des Cnidoblasten schließt mit streifenförmigen Verdickungen (*str*) ab. An einer Stelle erblickt man das kleine Cnidocil.

Fig. 24—29. Längsschnitte resp. Totalansichten von reifenden Nesselorganen. An allen erkennt man die an jugendlichen Cnidoblasten entstandenen Längsmuskelstränge. Diese verlaufen bald ungeteilt über die Kapsel wie in Fig. 24—26 oder sondern sich in mehrere Äste wie in Fig. 27—29. HEID. Häm.

Fig. 30. Querschnitt durch eine derartige unreife Nematocyte mit den Längsmuskelfasern (*lm*). HEID. Häm.

Fig. 31. Ein etwas weiter entwickeltes Stadium. Die Kapsel dreht sich so, daß die Längsmuskelstränge zu einer Ringmuskellage werden. Einzelne Teile des noch nicht vollkommen ausgebildeten axialen Stranges (*mstr*) sind mitgetroffen. HEID. Häm.

Fig. 32—38. *Pennaria cavolinii*.

Fig. 32. Eine Microcnide von *Pennaria*. Der axiale Strang zerteilt sich unterhalb der Kapsel in mehrere Äste, von denen 4 sichtbar sind. Diese ziehen im Plasma des Cnidoblasten nach oben und sind untereinander durch ein Netzwerk wahrscheinlich plasmatischer Fasern vereinigt. HEID. Häm.

Fig. 33a u. b. Querschnitte durch die vorhin erwähnte Nematocytenform. Die querdurchschnittenen Längsmuskelstränge treten als blaue Linien resp. Punkte deutlich hervor. An der einen Seite der Kapsel ist der Kern sichtbar. HEID. Häm.

Fig. 34. Zeigt die seitliche Ansicht eines Stückes einer großen Nematocyte. Die Kapsel selbst würde unterhalb dieses Netzwerks liegen und von ihm rings umschlossen werden. Scharf abgegrenzte Längsmuskelstränge sind nicht wahrnehmbar. HEID. Häm.

Fig. 35. In dieser Figur sind Strukturverhältnisse abgebildet, wie sie uns der Entladungspol einer Macrocnide bei Ansicht von oben erkennen läßt. Das Netzwerk sondert sich in zarte Fäserchen, die nach der Explosionsöffnung hinstreben und sich hier zu einem Ringe vereinigen. An einer Stelle des letztern liegt das Cnidocil mit der mittlern Faser (*mf*). HEID. Häm.

Fig. 36. Läßt dasselbe wie die vorhergehende Figur erkennen, nur ist in ihr das das Cnidocil tragende Stück des Cnidoblastenrandes nicht sichtbar, weil es nicht mit abgeschnitten wurde. Die Umhüllungsmembran der Kapsel (*mu*) ist deutlich zu sehen. HEID. Häm.

Fig. 37. Der obere Cnidoblastenabschnitt ist senkrecht zu seiner Längsachse durchschnitten worden. Von *a*—*b* haben wir das Netzwerk vor uns, das von *b*—*c* in die in den Figg. 35 u. 36 dargestellte radiäre Streifung übergeht. Neben der Explosionsöffnung erhebt sich das breite aus einer großen Anzahl von Fasern aufgebaute Cnidocil. HEID. Häm.

Fig. 38. Ebenfalls ein Stück von der obern Partie der Bildungszelle. Bei *b* ist die Stelle, an der schon die radiären als blaue Punkte erscheinenden Streifen beginnen. Bei *a* ist das Dach des Cnidoblasten noch nicht vom Schnitte berührt worden.

#### Fig. 39—72. *Hydra* L.

Fig. 39a. *Hydra fusca* mit vollkommen ausgedehnten Tentakeln. Etwas vergr.

Fig. 39b. *Hydra fusca* an der Wandung eines Gefäßes sitzend mit der Wasseroberfläche zugewandten Armen. Etwas vergr.

Fig. 40. *Hydra grisea* mit ausgestreckten Fangarmen. Etwas vergr.

Fig. 41a. *Hydra attenuata* in vollkommen ausgestrecktem Zustande nach längerem Hungern. Etwas vergr.

Fig. 41b. *Hydra attenuata* mit vollkommen ausgedehnten Armen in ihrer normalen Farbe. Etwas vergr.

Fig. 42. Eine gereizte *Hydra fusca*. Etwas vergr.

Fig. 43a. Eine kontrahierte *Hydra grisea*. Etwas vergr.

Fig. 43b. Eine zusammengezogene *Hydra grisea* mit zurückgeschlagenen Tentakeln. Etwas vergr.

Fig. 44a u. b. *Hydra attenuata* in verschiedenen Kontraktionsformen. Etwas vergr.

Fig. 45a. Große birnförmige Kapsel von *Hydra fusca*. Der Nessel-faden bildet auf dem Boden der Kapsel einen unförmlichen Ballen. Stilete sind sehr zart.

Fig. 45b. Große birnförmige Kapsel von *Hydra grisea*. Die Windungen des Fadens sind deutlich erkennbar. Stilete ziemlich breit.

Fig. 45c. Große birnförmige Kapsel von *Hydra attenuata*. Kapsel ist kuglig. Stilete außerordentlich breit.

Fig. 46a. Explodierte große birnförmige Kapsel von *Hydra fusca*. Das Bläschen am untern Pol zugespitzt. Achsenkörper und konisches Zwischenstück sind länglich.

Fig. 46b. Entladene große birnförmige Kapsel von *Hydra grisea*. Bläschen am untern Pol zugespitzt. Das konische Zwischenstück der Breite des Achsenkörpers entsprechend ziemlich umfangreich.

Fig. 46c. Ausgestülpte große birnförmige Kapsel von *Hydra attenuata*. Das Bläschen ist unten abgerundet. Achsenkörper und konisches Zwischenstück besonders breit.

Fig. 47a. Große zylindrische Kapsel von *Hydra fusca*. Das Bläschen ist an einer Seite eingebuchtet. Der Schlauch ist in longitudinale Schlingen gelegt.

Fig. 47b. Große zylindrische Kapsel von *Hydra grisea*. Das Bläschen ist nicht eingebuchtet. Die 4 ersten Windungen des Fadens liegen quer zur Längsrichtung der Kapsel.

Fig. 47c. Große zylindrische Kapsel von *Hydra attenuata*. Das Bläschen ist an der einen Seite eingebuchtet und am untern Pol bauchig aufgetrieben. Die 4 ersten Schlauchwindungen liegen quer zur Hauptachse der Kapsel.

Fig. 48a. Großes zylindrisches Nesselorgan von *Hydra fusca* mit herausgeschneltem Faden, der in regelmäßige Schlingen gelegt ist. Von der Kapsel aus erstreckt sich eine Spiralfolge feinsten Borsten ungefähr bis zur Mitte des Fadens.

#### Tafel 15.

Fig. 48b. Große zylindrische Kapsel von *Hydra grisea* nach der Entladung. Der gestreckte Faden ist mit längeren Borsten besetzt, die auch bald aufhören und das Ende des Schlauches frei lassen.

Fig. 48a. Große zylindrische Cnide von *Hydra attenuata* nach der Explosion. Die Borsten, die auf der ganzen Fadenoberfläche sich befinden, sind sehr lang und die Spiralwindungen sehr eng.

Fig. 49a. Kleine zylindrische Kapsel von *Hydra fusca* im Ruhestadium.

Fig. 49b. Kleine ruhende zylindrische Kapsel von *Hydra grisea*.

Fig. 49c. Kleine ruhende Cnide von *Hydra attenuata*.

Fig. 50a. Kleines ruhendes Nesselorgan von *Hydra fusca*.

Fig. 50b. Kleine ruhende birnförmige Cnide von *Hydra grisea*.

Fig. 50c. Kleine ruhende birnförmige Kapsel von *Hydra attenuata*.

Fig. 51. Ein Hydrenindividuum aus der Gegend von Bützow. Etwas vergr. Seine Arme sind außerordentlich dünn, doch etwas länger als das Mauerblatt.

Fig. 52a Großes zylindrisches Nesselorgan der eben erwähnten Hydrenform.

- Fig. 52b. Kleine zylindrische Kapsel derselben.
- Fig. 53. Kleine birnförmige Cnide derselben.
- Fig. 54. *Hydra viridis* in etwas über Lebensgröße.
- Fig. 55a. Große birnförmige Cnide von *Hydra viridis*.
- Fig. 55b. Große birnförmige Kapsel von *Hydra viridis* im entladene Zustande.
- Fig. 55c. Große zylindrische Kapsel von *Hydra viridis*.
- Fig. 55d. Kleine zylindrische Cnide von *Hydra viridis*.
- Fig. 55e. Kleine birnförmige Kapsel von *Hydra viridis*.
- Fig. 56a. Die Entladungsöffnung einer Macrocnide von *Hydra attenuata* von oben betrachtet. Man erkennt die streifenförmigen Verdickungen am Rande des Cnidoblasten und in der einen Ecke die Stäbchen des Cnidocils. In der Mitte der dreieckigen Explosionsöffnung erblickt man die feinen Konturen der zusammengelegten Achsenkörperwandungen mit der Spitze der Stilete, die bei dieser Ansicht als Punkt erscheint.
- Fig. 56b. Eine selten vorkommende Gestalt der Explosionsöffnung.
- Fig. 57. Entladene Macrocnide von *H. grisea*. Deutlich sind die ungleich großen Rudimente des Deckels (*d*) und die Falten in der Wandung des Achsenkörpers.
- Fig. 58. Optischer Durchschnitt durch eine halbentladene Macrocnide von *Hydra*.
- Fig. 59. Explodierte kleine birnförmige Cnide von *Hydra grisea* mit den Borsten an der Innenseite der Schlauchwindungen.
- Fig. 60. Stück eines zerrissenen Schlauches derselben Kapselart mit den Härchen an der einen Seite.
- Fig. 61. Eine Macrocnide von *Hydra fusca*. Der zur Kapsel gehörige Faden ist vollkommen herausgeschleudert, aber kurz hinter dem konischen Zwischenstück abgerissen. Gleichzeitig wurde die Öffnung des Fadens verschlossen. Das nachströmende, mit Methylenblau gefärbte Secret konnte nicht nach außen gelangen, weil die Wandung des Achsenkörpers undurchlässig ist. Methylenblau.
- Fig. 62. Eine mit Methylenblau gefärbte große zylindrische Cnide von *Hydra fusca* kurz nach der Explosion. Das blau tingierte Secret erfüllt noch den untern Abschnitt des Fadens, ist in dessen obern Abschnitt schon in längliche Ballen gesondert und aus der Öffnung an der Spitze des Fadens ausgetreten, gleichfalls auch aus den überall vorkommenden Schlauchporen. Auffallend sind die regelmäßigen korkzieherförmigen Windungen des Schlauches nach seiner Explosion. Ok. 6.
- Fig. 63. Entladene große zylindrische Cnide von *Hydra attenuata* mit Methylenblau gefärbt. In Fig. 63a ist in der schwach gefärbten Kapsel kein Secret mehr zurückgeblieben. Der Inhalt des Bläschens wandert in unregelmäßigen Zwischenräumen im Faden empor; dabei sind Teile des Secrets als blaue Kugeln aus den Poren in der Wandung des Schlauches ausgetreten, die auch schon in dem mit langen Borsten besetzten



Fadenabschnitt vorhanden sind. Ok. 6. In Fig. 63b ist aus der Öffnung an der Spitze des Schlauches das Secret ebenfalls ausgeströmt. Ok. 4. Methylenblau.

Fig. 64. Eine große zylindrische Cnide von *Hydra viridis*. Zeigt dasselbe wie die vorhergehenden Figuren, besonders schön aber den großen Secretballen vor der Schlauchöffnung. Methylenblau.

Fig. 65. Kleine zylindrische Nesselorgane von *Hydra grisea*, die nach ihrer Explosion mit Methylenblau gefärbt wurden. Fig. 65a zeigt eine Kapsel während der Entladung. Das Secret ergießt sich aus den Poren und dem Lumen des Fadens. In Fig. 65b ist die Explosion beendet; der Kapselinhalt wandert im Faden aufwärts. Ein Secretrest findet sich noch auf dem Boden der Kapsel. In Fig. 65a ist aus dem Bläschen alles Secret bis auf einen Pfropf an der Übergangsstelle des innern Häutchens in den Faden herausgepreßt worden.

Fig. 66. Große birnförmige Nematocyten von *Hydra attenuata* nach ihrer Loslösung aus ihrem Zellenverband. Auf der rechten Seite des Cnidoblasten liegt der Nucleus, neben ihm der oftmals gewundene axiale Strang (*mstr*). Seitlich vom Cnidocil erblickt man die streifenförmigen Verdickungen.

Fig. 67. Oberflächenansicht eines Cnidoblasten von *Hydra fuscæ* mit der Kapsel und einzelnen muskulösen Elementen. Unterhalb des Bläschens ist ein Teil eines Stranges sichtbar, der sich hinter der Kapsel noch weiter fortsetzt. Man sieht mehrere sich gabelnde Längsmuskelstränge, die der Kapsel im Plasma der Bildungszelle aufliegen; ihre einzelnen Äste sind durch ein Maschenwerk verbunden. HEID. Häm.

Fig. 68. Kleine birnförmige Cnide von *Hydra attenuata* mit axialem Strange und 4 davon ausgehenden Längsmuskelsträngen. HEID. Häm.

#### Fig. 69—70. *Coryne sarsii*.

Fig. 69. Entladungspol einer Cnide mit der dreieckigen Explosionsöffnung. Der Cnidoblastenrand ist durch streifenförmige Plasmaelemente verdickt. Das Cnidocil mit der mittlern Faser ist zu erkennen. HEID. Häm.

Fig. 70. 2 nebeneinanderliegende Nematocyten, die in ihrer Mitte durchschnitten wurden, bei der Ansicht vom Entladungspol her. Zur Explosionsöffnung verlaufen im Plasma der Bildungszelle feine blaue muskulöse Stränge. Der Fuß des Cnidocils ist an beiden Nematocyten sichtbar; er setzt sich aus einer großen Anzahl von Fäserchen (*cnst*) zusammen. HEID. Häm.

#### Fig. 71—75. *Pelagia noctiluca*.

Fig. 71. Macrocnide von *Pelagia* nach der Explosion.

Fig. 72. Microcnide im ausgestülpten Zustande.

## Tafel 16.

Fig. 73. Schnitt durch einen Nesselwulst vom Tentakel. Von der breiten Stützlamelle erheben sich blaue Fasern, die nach den Kapseln hin verlaufen und in deren nächster Umgebung am Entladungspol endigen. Die Linien zeigen die Konturen der beiden benachbarten Ectodermkuppen an. HEID. Häm.

Fig. 74. Querschnitt durch eine Microcnide und das umgebende Protoplasma, welches von der Kapsel zurückgetreten ist. Man erkennt die als tiefblaue Punkte erscheinenden Querschnitte der Längsmuskelfasern, die man in der vorigen Figur bei seitlicher Ansicht sah. HEID. Häm.

Fig. 75. Kleine Nematocyte von der Umbrella. Im Stiele des Cnido-blasten hat sich ein axialer Strang differenziert, der sich unterhalb der Kapsel in diese einschließende Fibrillen teilt. Außerdem treten seitlich 2 Muskelstränge auf, welche sich mit ihrem obern Abschnitt der Cnide dicht anschmiegen.

Fig. 76—78. *Olindias mülleri*.

Fig. 76. Teil eines Querschnitts durch einen Tentakel. Die ectodermalen Stützzellen wie auch die Nesselzellen sind fortgelassen, um die Übersichtlichkeit zu wahren. An einer Hervorwölbung der Stützlamelle inserieren tiefblau gefärbte breite Fasern, die meistens als lose miteinander verkittete Stränge zu den Cniden emporsteigen. Ok. 6.

Fig. 77. Zeigt nebeneinander 3 solide erscheinende Stränge und ihre feste Verschmelzung mit der Stützlamelle.

Fig. 78. In ihrem obern Abschnitte zerfallen die in Fig. 76 u. 77 dargestellten Fasern in eine Anzahl feinsten Fibrillen, die sich rings um die einzelnen Nesselorgane gruppieren. Sowohl in Fig. 78a wie auch in b ist der scheinbar stark degenerierte Kern noch vorhanden.

---

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipteren-Larven.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Von

**Richard Becker.**

Mit Tafel 17–19 und 5 Abbildungen im Text.

## Inhalt.

	Seite
A. Einleitung . . . . .	282
B. Untersuchungen . . . . .	283
Eucephala . . . . .	283
<i>Chironomus</i> . . . . .	285
<i>Simulia</i> . . . . .	286
<i>Sciara</i> . . . . .	283
Polyneura . . . . .	289
<i>Tipula</i> . . . . .	290
<i>Pedicia</i> . . . . .	291
Orthorrhapha brachycera . . . . .	292
<i>Atherix</i> . . . . .	294
<i>Stratiomys</i> . . . . .	296
( <i>Lonchoptera</i> ) . . . . .	299
Diptera cyclorrhapha . . . . .	299
C. Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipteren-Larven .	304

## A. Einleitung.

Über die Natur der Mundteile bei den Dipteren-Larven herrscht noch immer eine gewisse Unklarheit. Zwar sind diejenigen der Diptera nematocera, d. h. der eucephalen und der polyneuren Larven, zum Teil gut beschrieben, doch ist über die morphologische Bedeutung der Kiefer bei den Orthorrhapha brachycera und den eigentlichen Fliegen, den Cyclorrhapha, erst wenig bekannt. Von der erstern Tribus besitzen wir nicht einmal rein morphologische Beschreibungen, während freilich die Köpfe von cyclorrhaphen Larven schon wiederholt und eingehend beschrieben wurden, wenn auch die Deutung der einzelnen Mundanhänge noch immer eine unsichere ist.

Die umfassendste Arbeit über die Mundteile der Dipteren-Larven ist wohl die Abhandlung von BRAUER (1883), in welcher er die Köpfe und Kiefer einer großen Anzahl von Larven aus den verschiedensten Familien abbildet. Wie er selbst angibt, verfolgt BRAUER mit diesen Abbildungen im wesentlichen den Zweck, dem Leser eine Bestimmung von gefundenen Larven zu erleichtern. Leider gibt BRAUER zu seinen Skizzen keine Beschreibung, so daß viele morphologische Verhältnisse unklar bleiben. Zudem ist die Ausbildung des Larvenkopfes in dieser Ordnung oft so kompliziert, daß sie ohne Anfertigung von Schnitten kaum zu verstehen ist. Andere Arbeiten, die einzelne Gruppen von Larven behandeln, werde ich bei Betrachtung dieser Gruppen erwähnen.

Wenn ich anfangs hoffte, Übergangsformen zu finden, deren Mundteile von denen der Eucephalen zu denen der Musciden-Larven hinüberführten, so habe ich doch erfahren müssen, daß dazu ein ungleich reicheres Material erforderlich gewesen wäre, als es mir zu Gebote stand. Ich habe alle für diese Arbeit verwendeten Formen in der Umgebung Freiburgs selbst gesammelt, teils in den rasch fließenden Bächen, die hier von den Vorbergen des Schwarzwalds herabfließen, teils in den Wäldern der Umgebung unter feuchtem Laub. Andere fanden sich in stehendem Wasser, in feuchter Erde, in faulendem Holz und andern organischen, in Fäulnis übergegangenen Stoffen oder in Dunghaufen. Larven von *Gastrophilus* erhielt ich aus dem Schlachthaus in Freiburg.

Die Larven wurden in der heißen Sublimatlösung nach GILSON-PETRUNKEWITSCH fixiert und die zu untersuchenden teils nach Kochen mit Kalilauge, teils direkt in Cedernholzöl übergeführt. Letzteres



erwies sich als ein sehr geeignetes Medium zur Untersuchung von Chitintteilen. Diese werden darin durchsichtig, ohne so spröde zu werden, wie es in Xylol der Fall ist. Zwecks Anfertigung von Schnittserien wurden die Objekte aus dem Öl direkt in geschmolzenes Paraffin übergeführt. Selbst kompaktere Chitintteile ließen sich, wenn sie lange genug im Öl gelegen hatten, ohne große Schwierigkeit in Schnitte zerlegen, in denen auch das Gewebe gut erhalten war.

## B. Untersuchungen.

Für die Reihenfolge der im Folgenden zu besprechenden Dipteren-Larven war mir der Grad maßgebend, in dem die Köpfe der betreffenden Formen von der ursprünglichen, für die Insecten typischen, Ausbildung abweichen. Es ergab sich, daß diese Reihenfolge im wesentlichen mit der übereinstimmt, die durch das BRAUER'sche System der Dipteren gegeben ist. Demgemäß beginne ich mit den Eucephalen, deren Larven sich, wie der Name sagt, durch einen wohlausgebildeten Kopf auszeichnen. Darauf folgen die Polyneura (*Tipulinae* und *Limnobiinae*) mit einem in die Thoracalsegmente zurückgezogenen Kopf. Diesen schließen sich die Orthorrhapha brachycera an, deren Köpfe schon wesentlich modifiziert sind. Schließlich kommen die Cyclorrhapha, bei denen der Kopf so weit reduziert ist, daß er ohne eingehendere Untersuchung als solcher nicht mehr zu erkennen ist.

### Tribus Eucephala.

Diese von BRAUER aufgestellte Tribus erhielt davon ihren Namen, daß die Larven der dieser Tribus zugerechneten Dipteren „einen völlig ausgebildeten Kopf besäßen, welcher die ersten Ganglien und zuweilen Augen enthält“. Dadurch stellte BRAUER die eucephalen Larven allen übrigen gegenüber, bei denen die ersten Ganglien erst hinter dem die Kiefer tragenden Chitingerüst lägen. Dieses Chitingerüst verdiene daher nicht die Bezeichnung Kopf.

Demgegenüber muß betont werden, daß die obige Definition der Eucephala auf einem Irrtum beruht. Es gibt verschiedene typisch eucephale Larven, deren Kopf die ersten Ganglien nicht umschließt. Freilich, bei *Corethra* und ähnlichen liegt das Kopfganglion wirklich innerhalb des Kopfes, bei *Simulia* aber befindet es sich schon auf der Grenze von Thorax und Kopf. Das Ober-

schlundganglion von *Sciara* liegt im 1. Thoracalsegment, und dasjenige der *Chironomus*-Larve beginnt erst weit hinter dem Kopf. Man kann also innerhalb der Gruppe der eucephalen Larven Schritt für Schritt verfolgen, wie das Oberschlundganglion aus dem Kopf in den Thorax zurückweicht. Denn daß *Chironomus* wirklich eine eucephale Larve ist, kann trotz der Lage der Ganglien nicht bezweifelt werden. Diese Erkenntnis ist insofern von Bedeutung, als wir jetzt gezwungen sind, die Lage der Oberschlundganglien bei der Definition von „eucephal“ gänzlich aus dem Spiel zu lassen und auch der „Kieferkapsel“ anderer Dipteren-Larven nicht deswegen den Rang eines Kopfes absprechen können, weil sie die ersten Ganglien nicht enthält. Eucephale Larven wären also etwa solche, deren Kopf vollständig vor und nicht innerhalb des 1. Thoracalsegments liegt und keine oder nur kurze Chitinfortsätze in dieses hinein entsendet.

Die Mundteile der eucephalen Larven sind ziemlich gleichmäßig ausgebildet. Wir finden hier alle typischen Insectenmundteile vor. Die Antennen befinden sich dorsal von der Oberlippe und sind ein- oder mehrgliedrig. Die Oberlippe begrenzt die Mundöffnung nach der Dorsalseite. Am leichtesten zu erkennen sind die stets typisch ausgebildeten Mandibeln, welche als kräftige Chitinhaken von beiden Seiten her gegeneinander und gegen die Unterlippe wirken. Die Maxillen machen in der Regel einen rudimentären Eindruck. Der Maxillentaster ist stets vorhanden als kurzer, wahrscheinlich meist dem Geschmacksinn dienender Kegel. Daneben steht der mehr oder weniger rückgebildete Lobus. Das Labium ist ebenso wie die Maxillen fest mit dem Kopf verbunden oder doch nur in geringem Maße beweglich und begrenzt die Mundöffnung ventralwärts. Es besteht aus mehreren stark chitinierten Zacken, welche beim Kauakt gegen die Mandibeln wirken. Ob weiter innerhalb gelegene Chitinstücke ebenfalls noch dem Labium zuzurechnen sind, wird später erwähnt werden.

Wenn ich mit der Beschreibung der Larve von *Chironomus* beginne, so geschieht dies nicht nur deswegen, weil hier die Mundteile relativ übersichtlich liegen, sondern vor allem, weil wir durch die Untersuchungen WEISMANN's wissen, daß die im Folgenden als Mandibel, Maxille usw. bezeichneten Anhänge wirklich aus Extremitätenanlagen aufeinander folgender Segmente hervorgehen. Sie sind den entsprechenden Anhängen der Orthopteren und Coleopteren also

sicher homolog. Darum ist die *Chironomus*-Larve sehr geeignet, als Ausgangspunkt bei einer vergleichend-morphologischen Betrachtung zu dienen.

### *Chironomus.*

Von dem oben gekennzeichneten allgemeinen Verhalten zeigt der Kopf der *Chironomus*-Larve keine nennenswerten Abweichungen. Seine Form geht aus den Figg. 1 u. 2 zur Genüge hervor. Fig. 2 zeigt außerdem in halbschematischer Weise die schon oben erwähnte Lage des ersten Ganglienpaares innerhab der Thoracalsegmente. Die Antenne (*at*) besteht aus einem kräftigen, walzenförmigen Glied, auf welchem nebeneinander ein 4gliedriges und ein ungegliedertes Chitinhaar stehen. Die Oberlippe (*ol*) fällt durch regelmäßig angeordnete Reihen von Haaren und Chitinleisten und -verdickungen auf. Bemerkenswert sind an ihr 2 ventral gerichtete freie Fortsätze (*chl*), über deren Funktion ich nichts angeben kann. Die Mandibeln sind schwach sichelförmig gebogen und an ihrer Spitze mit mehreren stumpfen Zähnen versehen. Ihre Bewegungsrichtung liegt nicht genau in der Transversalebene, sondern ist schräg gegen die Unterlippe gerichtet (vgl. BENGTTSSON, 1905, p. 476). Die Maxillen sind nur klein und beteiligen sich am Kaugeschäft nicht mehr. Sie scheinen durch die kräftig ausgebildeten Mandibeln von der Mundöffnung gewissermaßen abgedrängt zu sein, so daß ihre einzige Aufgabe in einer seitlichen Umgrenzung des Mundeinganges bestehen könnte. Am deutlichsten ist noch ihr Taster (*mt*), ein kurzer Chitinkegel, der an seiner Spitze mehrere Sinnespapillen trägt. Der unscheinbare Lobus weist mehrere blasse Chitinzipfeln auf. Das Labium ist stärker ausgebildet, wenn schon es nicht den Eindruck einer Extremität macht. Wir finden es als flache Chitinverdickung ventral vom Mundeingang. Es ist mit 15 symmetrisch angeordneten Chitinzähnen versehen, welche beim Kauen wohl gegen die der Mandibeln wirken. Doch ist zu betonen, daß diese Chitinplatte den Mundeingang nicht direkt begrenzt, sondern daß sich zwischen diesen und das Labium noch eine Chitinfalte einschiebt. Die unmittelbar am Munde liegende Chitinpartie ist ebenfalls verstärkt, so daß wir noch eine zweite, auf Fig. 1 verdeckte, Chitinplatte ventral vom Munde finden. Auf einem Sagittalschnitt durch die Mundöffnung bekommen wir daher ein Bild wie Fig. 3. MIALL u. HAMMONDS deuten die ventrale Platte als Submentum, die andere dagegen als Mentum. Einen ge-

wissen Grad von Wahrscheinlichkeit erhält diese Deutung dadurch, daß sich auf der von diesen Autoren als Mentum gedeuteten Platte eine Reihe von Geschmackspapillen (Fig. 3 *lt*) finden, die man vielleicht als umgewandelte Labialtaster auffassen könnte. Andererseits faßt RASCHKE (1887) ein ähnliches Gebilde bei *Culex* als Hypopharynx auf.

Es sei noch bemerkt, daß sich eine eingehende Schilderung der Muskeln und Nerven des *Chironomus*-Kopfes bei HOLMGREN (1904) findet.

### *Simulia.*

Bei der Larve von *Simulia* finden wir alle Anhänge des Kopfes in ganz ähnlicher Ausbildung wieder wie bei *Chironomus* (Fig. 4). Wir sehen die mehrgliedrigen Antennen, die Mandibeln, die keine Besonderheiten zeigen. Der Maxillartaster ist etwas kräftiger und trägt an seiner Spitze nur einen Sinneskegel, während der Lobus der Maxille in eine große Zahl von Chitinhaaren aufgelöst erscheint. Auch das Labium ist dem oben beschriebenen ähnlich. Es wird uns nachher noch beschäftigen. Was nun den Kopf der *Simulia*-Larve interessant macht, ist das Vorhandensein jenes auffälligen Schlagapparats, der zwischen die Antennen und die Mandibeln eingeschaltet ist. Ein breites Basalglied trägt etwa 35 lange Sförmig gebogene Chitinborsten. Diese können hoch über den Kopf erhoben und dann wieder auf die Mundteile herabgesenkt werden. Sie werden bei der Aufwärtsbewegung fächerförmig auseinander gespreizt, um sich beim Abwärtsschlagen wieder dicht zusammenzulegen. Sehr merkwürdig ist, daß dieser ganze komplizierte Apparat keiner der Mundextremitäten entspricht; denn diese sind, wie oben schon betont, außerdem noch vollzählig vorhanden. Wir müssen also den ganzen Apparat entweder als von andern Mundteilen abgespalten oder als vollständige Neubildung ansprechen. Ich persönlich möchte der letztern Deutung den Vorzug geben.

Die Tatsache, daß derartige Neubildungen vorkommen können, warnt uns zur Vorsicht bei der Deutung der Mundanhänge solcher Dipteren-Larven, bei denen die Mundteile nicht in der typischen Weise ausgebildet sind. Angenommen z. B., es würden bei *Simulia* aus irgendeinem Grunde die Mandibeln rudimentär, so wäre man doch stark versucht, jenen Schlagapparat für die umgewandelten Mandibeln zu halten. Das aber wäre nach dem Obigen ein Irrtum.



Über die Funktion jenes Apparats glaube ich etwas Neues mitteilen zu können. Daß er zum Fangen von kleinen Tieren dient, ist anzunehmen, doch habe ich dahingehende Versuche nicht angestellt. Sicher aber wird er als Putzapparat verwendet. Das hängt mit der eigenartigen Fortbewegungsweise der *Simulia*-Larve zusammen, die ich hier kurz beschreiben muß. Wenn man eine *Simulia*-Larve in eine Glasschale setzt, so kann man beobachten, wie sie sich unter geringfügigen Bewegungen des Kopfes mit den Mundteilen an einer Stelle des Gefäßbodens zu schaffen macht, als ob sie sich in das Glas hineinfressen wollte. Doch schon nach einigen Sekunden krümmt sie sich derart, daß das Ende des Körpers die Mundöffnung berührt. Die Spitze des Hinterleibes wird dabei auf die bearbeitete Stelle des Glases gepreßt und hier festgeheftet. Jetzt streckt sich der Körper wieder, und die Larve ragt, mit dem Hinterende festgeheftet, frei in das Wasser hinein. Bei genauem Zusehen läßt sich erkennen, daß die Mundteile bei ihrer Bewegung gegen das Glas ein aus dem Munde kommendes fädiges Secret an der Glasfläche befestigten, mit dessen Hilfe sich dann der Hinterleib verankerte. Nach dieser Verankerung tritt der oben geschilderte Schlagapparat in Tätigkeit, indem er wiederholt jene schlagende Bewegung ausführt. Nachdem jedoch die Borsten mehrere Male über die Mundteile hingefahren sind, kommt der ganze Apparat wieder zur Ruhe. Ich glaube, daß diese Bewegung zu dem Zwecke ausgeführt wird, um die Mundteile von dem ihnen noch anhaftenden Secret zu befreien und daß sie deswegen bald zum Stillstand kommt, weil die Mundteile dann genügend gesäubert sind.

Fragt man nach dem Ursprung jenes Secrets, so wird man diesen in irgendwelchen am Kopf befindlichen Drüsen sehen müssen. VANEY stellte fest, daß die Larven der *Simulia* mit demselben Secret sich einspinnen, bevor sie zur Verpuppung schreiten. Als Ursprung des Secrets nimmt er die Speicheldrüsen an, ohne jedoch diese Annahme näher zu begründen. Mir scheint es wahrscheinlicher, daß jene Fäden kein Produkt der Speicheldrüse darstellen. Ich habe nämlich auf Quer- und Längsschnitten dorsal und ventral vom Mundeingang je ein Paar rundlicher Einsenkungen gefunden, welche den Eindruck von Drüsen machen. Ich glaube diese Gruben als Ursprungsstelle jenes Secrets in Anspruch nehmen zu dürfen, zumal bei der Larve von *Chironomus*, welche ein derartiges Secret nicht produziert, ein ähnliches Organ sich nicht findet. In Fig. 7 habe ich einen Schnitt abgebildet, der durch den vordern Teil des Kopfes etwas

rechts von der Medianebene in sagittaler Richtung geführt ist und auf dem beide Drüsen einer Seite ( $dr_1$  und  $dr_2$ ) getroffen sind. Fig. 8 zeigt eine der Drüsen ( $dr_1$  der Fig. 7) bei stärkerer Vergrößerung.

Schließlich noch einige Worte über die Ausbildung des Labiums bei *Simulia*. Fig. 6 stellt den Teil des Kopfcitinskelets dar, der übrig bleibt, wenn man die rechte Seite und den dorsalen Teil des Kopfes entfernt. Wir sehen Mandibel und Maxille der linken Seite, das Labium, den Ösophagus und den Ausführungsgang der Speicheldrüse. Wenn wir uns der von MIALL u. HAMMONDS bei *Chironomus* gemachten Deutung anschließen, so werden wir die im Bilde am weitesten nach rechts gelegene Chitinplatte als Submentum (*sm*) bezeichnen müssen, diejenige dagegen, welche unmittelbar ventral vom Eingang des Ösophagus liegt, als Mentum (*mtm*). Nach RASCHKE wären diese Gebilde als Labium und Hypopharynx aufzufassen. Durch Präparation mit Nadeln lassen sich diese Stücke isolieren. Fig. 5a stellt das so isolierte Mentum, 5b das Submentum dar. Auf dem Mentum fallen 2 kleine Chitinknötchen auf, die vielleicht wieder als Geschmacksorgane und, wenn wir hier wirklich das Mentum vor uns haben, als umgewandelte Labialtaster gedeutet werden dürfen.

Von den eucephalen Larven habe ich bis jetzt je einen Vertreter der Chironomiden und der Simuliiden beschrieben. Eine größere Anzahl von eucephalen Larven finden wir dargestellt bei MEINERT (1885—1886). Von den Culiciden ist *Corethra* beschrieben von WEISMANN (1866), welche ebenfalls von dem oben beschriebenen Typus der eucephalen Larven nicht abweicht. Auch die von RASCHKE (1887) beschriebene *Culex*-Larve bietet in bezug auf die Mundteile keine Besonderheiten. Etwas abweichender gestaltet sind dagegen die Mundteile der Mycetophiliden. Von diesen hat HOLMGREN (1907) eine Form (*Mycetophila ancyliformans*) beschrieben, ich selbst habe die Mundteile von *Sciara* untersucht.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß bei den Mycetophiliden die Antennen sehr schwach ausgebildet sind. So gibt HOLMGREN in tab. 1, fig. 2 seiner Arbeit für *Mycetophila* noch Antennenstümpfe an, während ich bei *Sciara* (Fig. 9) Antennen überhaupt nicht habe finden können. Die Mandibeln sind bei *Sciara* noch denen von *Chironomus* ziemlich ähnlich gestaltet, wenn auch die Art und Weise ihrer Articulation eine etwas andere ist. Die Mandibel hat nämlich, von vorn gesehen, die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks, welches mit den beiden seiner Basis anliegenden Ecken

der seitlichen Ausbuchtung des Kopfrandes aufliegt, während die Spitzen der beiden Mandibeln gegeneinander wirken. Doch sind — nach HOLMGREN — die Mandibeln der *Mycetophila*-Larve „höchst eigentümlich beschaffen“. Der gekrümmte Basalteil trägt eine bewegliche Lacinia, „ein gezähntes Band, welches, der Krümmung des Basalteils folgend, eine lose Schneide für denselben bildet“ (a. a. O., p. 10). Ein ähnliches Gebilde beschreibt übrigens auch BENGTSSON für die Larve von *Phalacrocer*a (1897). Die Maxillen erreichen bei den Mycetophiliden eine für die Dipteren-Larven recht starke Ausbildung. Wir sehen bei *Sciara* einen kräftigen, mehrere Sinnespapillen tragenden Maxillartaster (*mt*) und daneben den fast rechteckigen, glattrandigen Lobus. Zwischen diesen und den Kopfrand schiebt sich noch ein lang keilförmiges Chitinstück (*mp*) ein, welches HOLMGREN bei *Mycetophila* als Maxillarplatte bezeichnet. Die Maxille der letztgenannten Art ist insofern etwas anders gestaltet, als der Taster keine Papillen trägt und der Rand des Lobus scharf gezähnt ist.

Das Labium ist durch die starke Rückbildung der ventralen Chitinpartie des Kopfes offenbar in Mitleidenschaft gezogen. Ein dem Submentum von *Chironomus* entsprechendes Stück fehlt vollkommen, indem der Kopfrand sich in der ventralen Medianlinie weit nach hinten zurückzieht. Doch sieht man weiter innerhalb des Kopfes ein dreieckiges, zum Teil von den Loben der Maxillen verdecktes Chitinstück (*mtm*), welches sich wohl mit dem Mentum (resp. Hypopharynx) von *Chironomus* und *Simulia* vergleichen ließe.

### Polyneura.

Die Larvenköpfe der in dieser Tribus vereinigten Familien der *Tipulinae* und *Limnobiinae* unterscheiden sich von denen der Eucephala dadurch, daß sie in das erste Thoracalsegment zurückgezogen sind (vgl. Fig. 10 u. Ab). Außerdem ist der hintere Rand des Kopfes in mehrere Fortsätze ausgezogen. In der ventralen Medianebene ist der Kopf der Länge nach aufgespalten (Textfig. Aa), so daß das Submentum, wenn vorhanden, ebenfalls in zwei zur Medianebene symmetrisch gelegene Hälften aufgeteilt wird. Damit sind aber die Unterschiede gegen die Eucephalen erschöpft. Die Lage der ersten Ganglien ist auch in dieser Gruppe eine schwankende. Während sie bei den meisten Larven der Polyneura hinter dem Kopf liegen, befinden sie sich bei den Cylindrotomiden nach BENGTSSON (1897) und MÜGGENBERG (1901) innerhalb des Kopfes. MÜGGENBERG sagt freilich (a. a. O., p. 174): „Untersuchungen anderer typischer Tipulidenlarven, die ich nicht



näher bestimmte, überzeugten mich, daß auch hier die gleiche Annäherung an die Eucephala betr. der Lagebeziehung zwischen Kieferkapsel und Kopfganglion vorkommt.“

Ich wende mich jetzt zur genauern Beschreibung des Larvenkopfes von *Tipula gigantea*, welche ich während des ganzen Winters in rasch fließenden Waldbächen fand; besonders an solchen Stellen, an denen das in den Bach gefallene Laub sich zu größern Ballen staut, findet man ziemlich häufig die großen, wurmförmigen Larven. Fig. 10 stellt eine Totalansicht des 1. Thoracalsegments dar, durch welches der Schattenriß des Kopfes hindurch schimmert und aus welchem die Antennen und die Maxillen heraussehen.

Präparieren wir den Kopf (der im Prinzip dieselbe Form hat wie der in Textfig. A für *Pedicia* dargestellte) heraus und schneiden ihn an beiden Seiten der Länge nach auf, so haben wir ihn in einen dorsalen und einen ventralen Teil auseinandergespalten. Diese Teile sind in den folgenden Figuren dargestellt. Fig. 12 zeigt den dorsalen Teil, an welchem noch der Ösophagus und das Mentum als verstärkter Rand an dessen Eingang daranhängen. In Fig. 11 ist dasselbe Präparat dargestellt wie in Fig. 12, nur in seitlicher Ansicht. Auf beiden Zeichnungen sehen wir die walzenförmigen, eingliedrigen Antennen (*at*), die auf ihrer Spitze eine einfache Sinnespapille tragen. Vor und zwischen den Antennen liegt die Oberlippe (*d*), die, mit Haarbüscheln, Leisten und Häkchen besetzt, als breiter Wulst den Mund von oben her überdeckt. Außerdem zeigen diese Abbildungen noch das dem Mentum von *Chironomus* entsprechende Chitinstück. Dieses begrenzt mit seinem vordern leicht gewellten Rand die Mundöffnung, während es schräg zur Seite ein paar kurze und feste Fortsätze aussendet, die den Ösophagus mit umfassen helfen. In Fig. 13 sind die beiden Hälften des ventralen Teiles dargestellt, welcher bei der oben geschilderten Präparation längs der gestrichelten Linien (Fig. 12 u. 13) vom dorsalen Stück getrennt wurde. An dieser ventralen Kopfhälfte befinden sich die Mandibeln, Maxillen und — nach der MIALL u. HAMMOND'schen Terminologie — die beiden Hälften des Submentums. Die Mandibel (*md*), welche auch hier die typische Dreiecksform mit etwas gezählter Spitze zeigt, ist als die allein frei bewegliche Mundextremität mit starken Chitinsehnen (*chs*) versehen. Außerdem entpringt an ihrer mittlern Fläche ein kleiner, mit Haaren versehener Fortsatz (*a*), der sich bei den meisten Polyneuren wiederfindet.

Die Maxille (Fig. 10 u. 13) ist nicht sehr von der der *Chironomus*-



Larve verschieden. Sie ist durch Mandibel und Submentum völlig von der Mundöffnung abgedrängt und besteht in einem wenig auffälligen Chitinfortsatz an der ventralen Kopfseite. Sie ist an dem kurzen eingliedrigen Maxillartaster (*mt*) zu erkennen. In Fig. 13 ist sie von der Mandibel z. T. verdeckt, während diese auf Fig. 10 ganz hinter der Maxille verborgen ist. Das Submentum ist, wie schon erwähnt, durch die median-ventral auftretende Kopfspalte in zwei Hälften zerlegt, die je einen starren, mit starken Chitinzähnen versehenen Fortsatz der medianen Spaltränder des Kopfes bilden. Wenn wir an der schon mehrfach erwähnten Auffassung von der Zerlegung des Labiums in Mentum und Submentum festhalten, eine Frage, die sich wohl nur embryologisch entscheiden ließe, so muß es immerhin auffallen, daß jetzt bei *Tipula* eine ursprünglich einheitliche Anlage in 3 völlig getrennte Chitinstücke zerlegt ist, nämlich in das Mentum und das paarige Submentum. Diese 3 Stücke sind nur durch eine dünne Chitinlamelle untereinander verbunden, eine Verbindung, die jedoch allen äußern Körperanhängen der Arthropoden zukommt.

Außer *Tipula gigantea* untersuchte ich noch ein andere, im Waldboden lebende *Tipula*-Art und die Larve von *Ctenophora*, die ich in Gängen in morschem Holz fand. Die Mundteile dieser beiden Tipuliden zeigten gegenüber denen von *Tipula gigantea* nur ganz geringfügige Unterschiede, so daß wohl die oben besprochenen Mundteile der letztern Art als Typus für die ganze Familie dienen dürften.

### *Limnobiinae.*

Die Familie der *Limnobiinae* zeigt im allgemeinen dasselbe Verhalten wie die *Tipulinae*. Der Kopf (Textfig. Aa) ist völlig in das 1. Thoracalsegment zurückgezogen. Nur die Mandibeln und Maxillen ragen aus der Öffnung hervor. Die Textfigg. Aa u. b beziehen sich auf *Pedicia (rivos?)*. Aa stellt den aus dem Thorax herauspräparierten Kopf in ventraler Ansicht dar. Auffallend ist an diesem, daß ihm die Antennen fehlen. Doch scheint darin *Pedicia* eine Ausnahme darzustellen. Denn bei *Limnobia* und *Limnophila*, die ich zum Vergleich untersuchte, waren die Antennen in normaler Weise ausgebildet. Die Mandibeln (*md*) sind außerordentlich kräftig entwickelt und bewegen sich auch hier gegeneinander und gegen die Unterlippe. Sie zeigen die gewöhnliche, etwas sichelförmig gebogene Gestalt und tragen an der einander zugewandten Seite mehrere starke Zähne. Auch die Maxillen sind recht gut entwickelt. Sie zeigen eine eigenartige Ausbildung. Ihr Taster (*mt*)

ist breit kegelförmig und endet mit einer abgestumpften, durchscheinenden Spitze. auf der ganz kleine Sinnespapillen stehen. Dem Taster schmiegt sich der kleine, spitze Lobus an. Ähnliche Maxillen finden wir bei *Limnobia* wieder; auch die von *Limnophila* zeigen im Prinzip den gleichen Bau. Doch sind die letztern wesentlich in die Länge gezogen, so daß sie hier die Mandibeln überragen. Der Taster ist nicht mehr rein konisch, sondern rinnenförmig gestaltet und um-

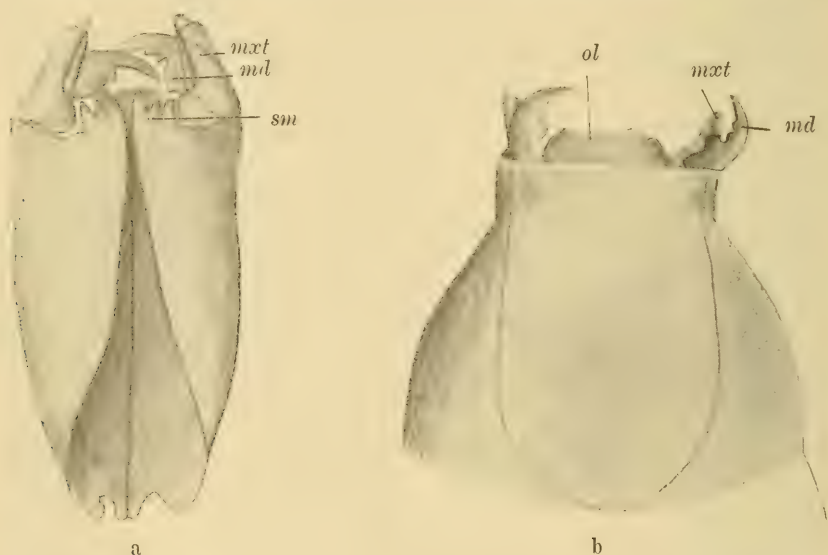


Fig. A.

schließt in der Rinne den Lobus, so daß dieser nicht mehr neben dem Taster, sondern innerhalb desselben zu liegen scheint. Die Gestalt des Labiums ist aus der Fig. Aa ohne weiteres ersichtlich. Es zeigt gegenüber dem der Tipuliden keinen nennenswerten Unterschied und ist ebenfalls durch die ventral-median verlaufende Spalte in zwei Hälften getrennt.

Wir kommen nun zur Sectio

### **Orthorrhapha brachycera,**

die von BRAUER eingeteilt wird in die Tribus Platygenea, Orthogenya und Acroptera. Leider konnte ich von dieser Gruppe nur wenige Arten bekommen. Die dieser Sectio zugerechneten Dipteren-Larven

zeigen in ihren Mundteilen eine so abweichende Ausbildung, daß gerade hier ein Vergleich von möglichst vielen Arten von hohem Interesse wäre.

Das hauptsächlich umbildende Moment in dieser Gruppe dürfte wohl darin liegen, daß die Larven von der kauenden zur saugenden Lebensweise übergegangen sind. Denn mit dieser Änderung der Ernährungsweise werden an den Kopf, die Mundteile und den Ösophagus wesentlich andere Ansprüche gestellt. So wird das Vorderende des Ösophagus als der eigentliche Saugapparat stark chitiniert und durch starke Dilatatorenmuskeln mit der dorsalen Kopfwand verbunden. Diesen Teil des Ösophagus bezeichnet man dann als Pharynx. Um den Saugmuskeln einen genügend starken Ansatzpunkt zu bieten, muß die dorsale Wand des Kopfes fest ausgebildet sein und dem Pharynx in seiner ganzen Längserstreckung folgen. Erstreckt sich der Pharynx weiter in den Körper hinein, so muß dies auch die dorsale Wand des Kopfes tun, während die ventrale Wand desselben innerhalb des Körpers als überflüssig fortfällt. So bleibt hier, im Thorax, die dorsale Partie des Kopfschitins allein übrig und wird als Endoskelet bezeichnet. Die Mundteile erscheinen hier, da sie zum Kauen nicht mehr verwendet werden, ebenfalls stark modifiziert. Sie werden so stark abgeändert, daß ich in Ermangelung von Übergangsformen nicht imstande bin, sie auf die der eucephalen Larven zu beziehen. Daß es solche Zwischenformen gibt, ist anzunehmen. Doch solange solche nicht beschrieben sind und auch keine embryologischen Untersuchungen über die Mundteile dieser Larven vorliegen, halte ich es für verfrüht, sich mit vagen Deutungen über die Natur der einzelnen Mundanhänge zu beschäftigen.

Von den hierher gehörenden Larven habe ich *Stratiomys* und *Atherix* genauer untersucht. Von Tabaniden-Larven hatte ich zur eingehendern Bearbeitung nicht genügend Exemplare zur Verfügung. Doch habe ich sie immerhin genügend untersucht, um versichern zu können, daß der Kopf der Tabaniden-Larven sich von dem nachher zu beschreibenden *Atherix*-Kopf nicht wesentlich unterscheidet.

Die Literatur über Mundteile und Kopf dieser Gruppe ist recht spärlich, obgleich auch DE MEJERE (1901, p. 120) auf das hohe vergleichend-anatomische Interesse der hierhergehörenden Familien hingewiesen hat. Beschrieben sind bisher nur der Kopf der *Lonchoptera*-Larve von DE MEJERE und der der *Stratiomys*-Larve von VANEY. Doch war es letzterm infolge der Härte der Chitinteile nicht möglich, tiefer in den Bau des Kopfes dieser Larve einzudringen.

Die Larve von *Atherix* fand ich, wenn auch nur in geringer Anzahl, in einem kleinen Gebirgsbach, wo sie unter ähnlichen Bedingungen lebt wie der bekannte *Gammarus pulex*. In Fig. 15 ist der Kopf samt den ersten Thoracalsegmenten in Ventralansicht dargestellt. (Die ventrale Hälfte des Thoraxchitins ist entfernt.) Der Kopf ist hier halb eingezogen. Er kann so weit herausgestreckt werden, daß die als brezelförmige Pigmentflecke in die Figur eingetragenen Larvenaugen (*au*) aus dem Thorax herausschauen. In der Mitte sehen wir den gerade verlaufenden Pharynx. Die Chitinstäbe rechts und links von diesem sind Teile des Endoskelets, welches

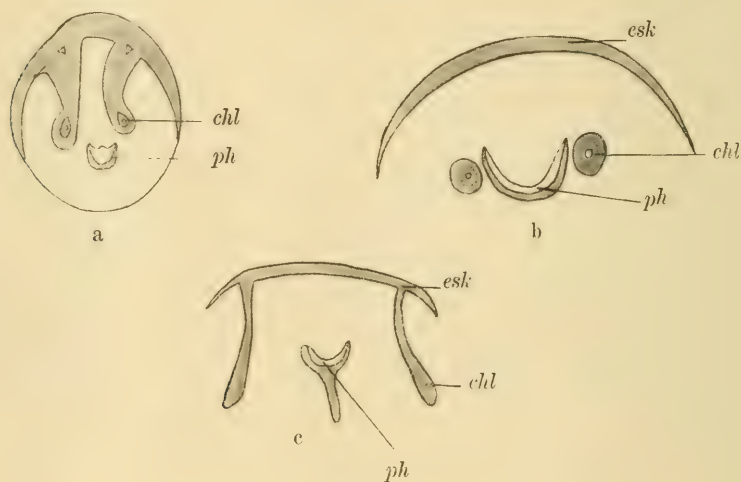


Fig. B.

in seiner Hauptmasse den Pharynx von der Dorsalseite her in Gestalt einer langgestreckten flachen Rinne überdacht (cf. Fig. 30b). Das Chitin der ventralen Kopfseite ist fast völlig auf den vordersten, freien Teil des Kopfes beschränkt. Doch finden sich auch weiter nach hinten noch Reste von demselben, die jedoch nicht mit eingezeichnet wurden. Der Aufbau wird durch einen Vergleich mit Querschnitten (Textfig. Ba, b u. c) noch klarer, die auf den Höhen *a*, *b* und *c* der Fig. 15 durch den Kopf gelegt wurden. Auf allen 3 Schnitten erkennen wir das kräftige Chitin des Kopfes bzw. des Endoskelets, desgleichen das Paar kräftiger, ein kleines Lumen umschließender Chitinstäbe, welche den Kopf seiner ganzen Länge nach durchziehen und nur an 3 Stellen (×, ×× u. ××× der Fig. 15) mit diesem in Verbindung stehen. Der Pharynx verläuft, wie ich be-



sonders betonen möchte, vollkommen frei zwischen diesen beiden Stäben. Ich konnte auf einer Querschnittserie feststellen, daß sein Chitin an keiner Stelle mit dem dieser beiden Längsrippen verschmilzt. Aus den Querschnittbildern geht hervor, daß seine Uförmig gebogene ventrale Wand stark chitinisiert ist, während seine dorsale Wandung bedeutend dünner ist. Sie wird durch Muskeln mit dem Endoskelet verbunden, welche bei ihrer Kontraktion eine beträchtliche Erweiterung des Pharynxlumens hervorrufen und so den Saugakt bewirken. Eine erhebliche Verstärkung erfährt der Pharynx noch dadurch, daß seine ventrale Wand hinten in der Medianebene kammartig erhöht ist (Fig. Bc), so daß er hier ein Y- oder kelchglasförmiges Querschnittbild liefert.

Das vordere Ende des Kopfes ist in Fig. 16 bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Von den Mundteilen der Eucephalen erkennen wir hier nichts wieder. Die Antennen (*at*) sind als eingliedrige, walzenförmige Anhänge zu erkennen. Die Oberlippe schiebt sich als sagittal gerichtete Platte zwischen die beiden Mundhaken (*mh*). Diese letztern sind schwach gekrümmte Chitinhaken, die, etwas ventral eingebogen, in vertikaler Richtung auf und ab beweglich sind. Ihrer Lage nach ist man versucht, sie mit den Mandibeln von *Chironomus* zu homologisieren. Doch haben sie andererseits mit den Mundhaken von *Musca* auffallende Ähnlichkeit, und von diesen zeigte WEISMANN (1863), daß sie als Neubildungen und nicht als Mandibeln anzusprechen sind. Die Frage, ob die Mundhaken von *Atherix* mit denen der Musciden oder mit den Mandibeln der Eucephalen in Parallele zu setzen sind, halte ich bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnis für noch nicht spruchreif. In Fig. 17 habe ich die stärker vergrößerte Spitze des rechten Mundhakens abgebildet. Es befindet sich ventral von der Spitze ein Chitinzahn. Außerdem erkennt man an der konkaven Seite querverlaufende Rinnen, deren distale Ränder zugespitzt sind und so von der Spitze abgewandte Kanten darstellen. Bei der großen Übereinstimmung zwischen den Köpfen der *Atherix*- und *Tabanus*-Larven ist auch für erstere anzunehmen, daß sie als Räuber ihre Nahrung finden und andere Tiere aussaugen. Jenen Kanten an den Mundhaken würde dann die Aufgabe zukommen, die in das Opfer eingeschlagenen Mundhaken nach Art von Widerhaken in jenen festzuhalten. An der Basis des Mundhakens findet sich ein wohl als Gelenkverbindung dienendes Chitinstück, das an seiner Basis mit mehreren Reihen von Haaren besetzt ist.

Ein stabförmiger Taster (*mt*), etwas unterhalb dieses Stückes, darf vielleicht als Maxillartaster angesehen werden und bezeichnet die Stelle, wo die Reste der Maxillen zu suchen wären. Auch ein Labium ist, wenigstens als abgegrenzte Mundextremität, nicht vorhanden; denn am ventralen Mundeingang sind auffallende Chitinbildungen nicht zu erkennen.

Die Chitinstäbe des Kopfes enden etwa an der Insertionsstelle des Maxillartasters (Fig. 16) und verschmelzen hier gleichzeitig mit der Oberlippe und der Kopfwand, welche letztere an dieser Stelle, wenigstens in der dorsalen Partie, ebenfalls in das Chitin der Oberlippe übergeht.

Fig. 14 zeigt noch das Vorderende einer Tabaniden-Larve, deren langgestrecktes Endoskelet deutlich durch die Thoracalsegmente hindurchschimmert. Der Kopf dieser Form gleicht, wie schon oben erwähnt, im großen und ganzen dem der *Atherix*-Larve.

In verschiedener Hinsicht höchst eigentümlich ist die Ausbildung des Kopfes der Stratiomyiden-Larven. Sie fallen schon rein äußerlich durch ihren sonderbaren Kiefer auf. Ferner zeigen sie Eigenheiten in der Ausbildung des Endoskelets, durch das Fehlen einer median gelegenen Mundöffnung und schließlich durch die Anschwellung des hintern Pharynxendes zu einem kompakten, kugligen Reibapparat. Ich möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle Herrn JUSBASCHJANZ für bereitwillige Überlassung seiner vorzüglichen Schnittserien durch den Kopf einer *Stratiomys*-Larve zu danken.

In Fig. 19 u. 20 ist der Pharynx dieser Larve samt dem vordern Teil des Kopfes dargestellt. In Wirklichkeit setzt sich der Kopf noch weiter nach hinten fort, wie es durch die gestrichelten Linien angedeutet und auch aus dem Schema 29a ersichtlich ist: ventral bis zum 1. Thoracalsegment, dorsal als Endoskelet weit in dieses hineinreichend und den Pharynx noch um ein Beträchtliches überragend.

Der Pharynx schließt nach hinten zu mit einer kompakten Chitinanschwellung (Fig. 19 u. 20) ab, an welche sich dorsal der normale Ösophagus ansetzt. Innerhalb der Anschwellung sieht man auf Schnitten kräftige Zähne, außerdem befinden sich auf der Dorsalseite des Schlundkopfes 2 flügelartige Fortsätze, die nach hinten mit dem Endoskelet durch starke Muskeln verbunden sind. Diese ganze Vorrichtung halte ich mit VAN EY für einen Kauapparat, wenn ich auch im einzelnen die Mechanik desselben bei der großen Komplikation dieser Bildungen nicht zu erklären weiß.

Vorn mündet der Pharynx, wie oben schon angedeutet, nicht mit einer medianen Mundöffnung aus, sondern rechts und links von der Medianebene mit je einer langgestreckten Spalte. Ich habe dieses Verhalten nur auf Schnittserien feststellen können, da das Gesamtbild des Kopfes infolge des reichlichen Haarbesatzes nicht klar zu erkennen ist. Man kann sich diese eigenartige Mundöffnung so entstanden denken, daß ein ursprünglich normaler Mund dorsal von der Oberlippe, ventral von der Unterlippe begrenzt wurde und



Fig. C.

daß jetzt Ober- und Unterlippe an ihren Spitzen miteinander verschmelzen. Ob in der Tat ein solcher Verschmelzungsprozeß in der Phylogenese eintrat oder gar in der Ontogenese noch nachzuweisen ist, läßt sich natürlich ohne eingehendere Untersuchung nicht entscheiden. Auf Textfig. C habe ich 4 Schnitte aus einer Querschnittserie durch den Kopf der *Stratiomys*-Larve abgebildet, deren Vergleich mit Fig. 19 wohl die Vorstellung von dieser Form etwas erleichtert.

Vorn am Kopf stehen zu beiden Seiten auf je einem breiten

Basalstumpf die eingliedrigen Antennen, die an ihrer Spitze 2 Sinnespapillen tragen. Zwischen den Antennen und der Oberlippe (wenn man den mittlern Fortsatz *ol*, Fig. 19 u. 20, als solche bezeichnen darf) steht der paarige Kiefer, auf den oben schon hingewiesen wurde. Den unbestimmten Ausdruck Kiefer benutze ich deswegen, weil ich über die morphologische Bedeutung dieses Anhangs bestimmte Angaben zu machen nicht imstande bin. Er ist ganz auffallend kompliziert gestaltet. Fig. 18 ist nach einem herauspräparierten Stück gezeichnet. Danach besteht derselbe aus 2 gelenkig miteinander verbundenen Platten, die beide reichlich mit Kämme, Haaren und Zähnchen besetzt sind. Der Haarschopf der vordern Platte besteht aus 4—6 hintereinandergestellten Reihen von Haaren, und zwar sind die der 2. Reihe zweimal, die der 3. dreimal, der 4. viermal so lang wie die der 1. Reihe. Zudem sind die Enden der Haare sehr gleichmäßig umgebogen, so daß ein Bild wie das der Fig. 18 zustande kommt. Die Ventralseite beider Platten (die rechte der Fig. 18) ist mit verschiedenen Zähnchenreihen besetzt. Nahe der Basis sehen wir ein stärkeres, in drei Spitzen ausgezogenes Chitinstück (*ch*), das vielleicht zum Kauen dienen kann. Vermittels einer in der Nähe dieses Stückes gelegenen Chitinverdickung (*gel*, auch in Fig. 19) ist der Kiefer mit dem Kopf gelenkig verbunden. Er kann sich um diesen Punkt in sagittaler Richtung nach vorn drehen. Die Rückwärtsbewegung erfolgt mit Hilfe einer Chitinsehne (*retr*, Fig. 19), die am hintersten Ende der dorsalen Kante an den Kiefer ansetzt. Diese letztgenannte Kante trägt in ihrer ganzen Längserstreckung lange, fast haarförmige Chitinfortsätze und außerdem an der vordern Platte ein schwach gekrümmtes stabförmiges Gebilde (*max*, Fig. 18), das vielleicht ein Tastorgan darstellt. Das Vorhandensein eines Tasters legt die Vermutung nahe, daß dieser ganze Apparat der Maxille der Eucephalen entspräche, wobei dann jener Taster als Palpus maxillaris aufzufassen wäre. Doch halte ich eine solche Deutung für zu gewagt. Sie müßte erst durch vergleichend-anatomische oder embryologische Beweisgründe gestützt werden. Denn warum sollte bei *Stratiomys* dieser Kiefer nicht als Neubildung entstanden sein können, wie der Putzapparat *Simulia* doch sicher eine Neubildung ist? Der ganze Kopf der Stratiomyiden-Larven ist zu weitgehend modifiziert, als daß man seine Mundanhänge ohne weiteres mit denen der Eucephalen in Parallele setzen könnte. Was die Funktion dieser Kiefer anbelangt, so scheinen sie sowohl zur Fortbewegung wie auch zur Nahrungsaufnahme zu dienen. Die Larve



bewegt im Wasser die Kiefer auf und ab und schwimmt so vorwärts. Doch werden wohl auch Nahrungspartikel auf diese Weise vor und in den Mund befördert.

Sehr interessant ist der Bau der von DE MEIJERE (1901) beschriebenen Larve von *Lonchoptera*. Was diese besonders auszeichnet, ist der Umstand, daß bei ihr (nach DE MEIJERE) einerseits die sämtlichen Mundwerkzeuge in verhältnismäßig leicht erkennbarer Weise ausgebildet sind. Andererseits ist ihr Pharynx schon nicht mehr selbständig, wie wir es noch bei *Atherix* gesehen haben, sondern er ist in seinem vordern Abschnitt seitlich mit dem Endoskelet verschmolzen, ein Verhalten, das direkt zu den cyclorrhaphen Larven überführt, bei denen wir eine vollständige derartige Verschmelzung finden werden.

### Diptera cyclorrhapha.

Die Larven der cyclorrhaphen Dipteren bieten in bezug auf die Ausbildung ihres Kopfes und der Mundteile lange nicht solche Verschiedenheiten wie die der Orthorrhapha. Sie haben sich alle völlig an die saugende Ernährungsweise angepaßt. Auch zeigen sie in der morphologischen Ausbildung des Saugapparats eine weitgehende Übereinstimmung. Er ist völlig eingezogen und — wie wir später sehen werden — mit dem Pharynx verschmolzen.

Dieses Verschmelzungsprodukt, für welches der zwar richtige, wenn auch reichlich lange Name „Cephalopharyngealskelet“ gewählt wurde, werde ich im Folgenden mit dem kürzern Namen Schlundkopf bezeichnen, ein Wort, das besagen soll, daß es sich hier um ein Gebilde handelt, in dem Schlund und Kopf zu einer Einheit verwachsen sind. Die Bezeichnung Kopfblase, die WAHL (p. 43) für dies Gebilde vorgeschlagen hat, halte ich deswegen nicht für geeignet, weil damit auch oft die Anlage des imaginalen Kopfes in der Larve bezeichnet wird.

Die Larven dieser Gruppe haben schon oft das Interesse der Naturforscher auf sich gelenkt. Einmal gab die eigenartige Entstehung des Kopfes der Imago tief im Larvenkörper seit dem Erscheinen der WEISMANN'schen Untersuchungen immer wieder Veranlassung zur genauern Erforschung der Metamorphose. Andere Arten verlangen in biologischer Hinsicht Beachtung, so die in andern Insektenlarven lebenden Larven der Tachinen und die im Ver-

daunungstract und unter der Haut von Säugern schmarotzenden Oestriden.

Aus diesem Grunde ist es mir auch nicht möglich, dem bisher Bekannten noch wesentlich neue Tatsachen hinzuzufügen. Ich will mich daher darauf beschränken, an Hand von 3 Formen, *Musca*, *Anthomyia* und *Gastrophilus*, die wichtigsten Eigenschaften des Kopfes der cyclorrhaphen Larven zu besprechen, um dann zu untersuchen, inwiefern wir den Kopf der Musciden-Larven auf den der Larven von *Simulia* und *Chironomus* zurückführen können.

Textfig. Da zeigt den Schlundkopf von *Anthomyia* in dorsaler, Db in seitlicher Ansicht; beide sind nach einem aus dem Thoracalchitin herauspräparierten und in Kalilauge ausgekochten Stück gezeichnet.

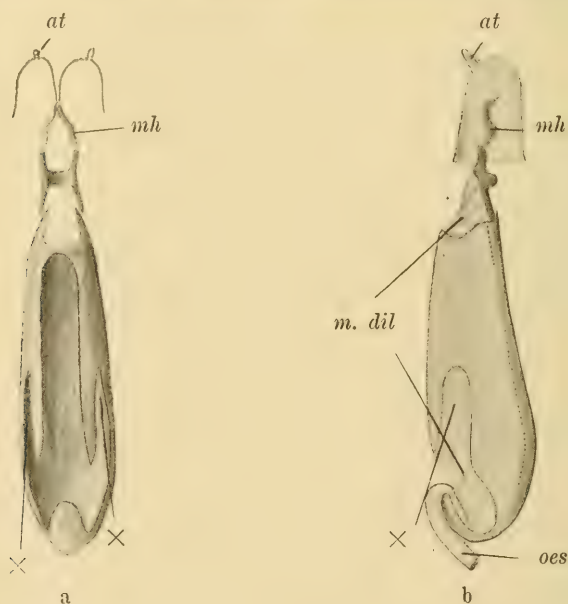


Fig. D.

Wir können daran 3 Abschnitte unterscheiden: vorn die paarigen Mundhaken, dann ein Hförmiges Verbindungsstück und schließlich den eigentlichen Schlundkopf. Dieser hat die Gestalt einer tiefen Rinne, die, nach oben hin offen, nur an ihrem vordersten Ende überbrückt erscheint. 2 von hinten her nach vorn sich erstreckende Einschnitte (X) sind deutlich erkennbar. Am hintern Ende ver-

lieren die Seitenränder der Rinne an Höhe, welche, immer flacher werdend, mit ihrem analen Ende nach oben umgebogen ist. (Diese Aufbiegung fehlt bei *Musca*, deren Schlundkopf sich sonst von dem eben beschriebenen nicht wesentlich unterscheidet.) Auf Querschnitten sieht man, daß die Rinne gewissermaßen einen doppelten Boden hat. Ein solcher Schnitt ist in Fig. 21 dargestellt. Der von dem doppelten Boden umschlossene Hohlraum stellt den Pharynx dar (*ph*). Die dorsale Wandung desselben ist durch eine doppelte Längsreihe von Muskeln mit dem obern Rande der Rinnenwandung verbunden (*m. dil* in Fig. Db u. 21). Es ist klar, daß durch Kontraktion dieser Muskeln eine bedeutende Erweiterung des Pharynxlumens und damit eine kräftige Saugwirkung entsteht. Auffallend ist noch der Bau der ventralen Pharynxwandung. Ich meine die aus Fig. 21 erkennbaren, schon wiederholt beschriebenen 9 längsverlaufenden T-Rippen. Diese T-Rippen sind bei allen bis jetzt untersuchten freilebenden cyclorrhaphen Dipteren-Larven vorhanden. Sie fehlen dagegen bei den parasitisch lebenden Larven, so bei *Thrixion* (nach PANTEL), einer im Abdomen von Orthopteren schmarotzenden Tachinine, bei *Platycephala* (WANDOLLECK, 1899), die in den Stengeln von *Arundo* lebt, und schließlich, wie ich selbst festgestellt habe, bei den Oestriden (*Gastrophilus*). Bei der von DE MEIJERE beschriebenen *Lonchoptera*-Larve sind diese Rippen ebenfalls vorhanden. Schon aus der weiten Verbreitung dieses Gebildes geht hervor, daß es für die Ernährung der Larven von hoher Bedeutung sein muß.

Die Gestalt der Rippen geht aus dem Querschnittbild (Fig. 21) ohne weiteres klar hervor. Eine genaue Beschreibung verdient nur ihr vorderes Ende. Dazu möchte ich erst auf das Längsschnittbild durch das Vorderende einer *Musca*-Larve hinweisen (Fig. 24). Der Schnitt ist etwas seitlich von der Medianebene geführt, so daß der nach innen konvergierende Dorsalrand des Schlundkopfes noch getroffen ist. An der ventralen Pharynxwand ist gerade eine T-Rippe der Länge nach getroffen. Verfolgt man diese Rippe nach vorn, so sieht man, wie sie hier die Verbindung mit der Wandung aufgibt und frei ins Lumen des Pharynx hineinragt. Ein Querschnitt durch dieses scheinbar freie Ende (Fig. 22) zeigt aber, daß jetzt die einzelnen T-Rippen mit ihren freien, ins Lumen hineinragenden Enden untereinander und seitlich mit der Wandung verschmolzen sind, so daß jetzt der Pharynx auf dem Querschnittbild in 2 übereinander liegende Lumina geteilt erscheint.

Über die Funktion dieses Apparats gehen die Meinungen aus-

einander. Doch liegt, wie auch TRÄGÅRDH bemerkt, allen Erklärungsversuchen der gemeinsame Gedanke zugrunde, daß durch diese Vorrichtung feste und flüssige Körper geschieden werden sollen. WILKINSON, der diese Verhältnisse bei *Eristalis* beschrieben hat, ist der Ansicht, daß das überflüssige Wasser von den festen Nahrungspartikeln gesondert werden soll und zwar in der Weise, daß die Nahrung in den obern Teil des Pharynx hineingezogen wird und daß von hier das Wasser durch die Rippen hindurch abfließt, während die feste Nahrung zurückbleibt. Für diese Auffassung spricht der Umstand, daß sich bei *Eristalis* am Eingang des Pharynx kräftige, nach hinten gerichtete Borsten finden, die nach Art einer Reuse das Zurückgleiten der Nahrung verhindern. Ganz ähnlich liegen — nach TRÄGÅRDH — die Verhältnisse bei *Ephydra*. Doch wies auch dieser Autor darauf hin, daß viele Musciden-Larven nicht im Wasser leben, daß diese es mithin gar nicht nötig haben, ihre Nahrung vom Wasser zu trennen. Zu diesen gehören unter andern *Lonchoptera*, *Calliphora* und auch unsere Gattungen *Musca* und *Anthomyia*. Bei diesen letztern sehen wir denn auch den Siebapparat entsprechend modifiziert. Wie aus dem Längsschnitt der Fig. 24 hervorgeht, kann der in das Atrium hineingerissene Nahrungsstrom nicht direkt in den obern Hohlraum des Pharynx eintreten, sondern wird durch den weit vorspringenden Vorderrand der Rippen gezwungen, in die zwischen den einzelnen Rippen befindlichen Röhren hineinzufließen; und zwar vermischt er sich vorher mit dem Secret der Speicheldrüse, deren Ausmündung auf Fig. 24 (*spg*) zu erkennen ist. Durch die engen Spalten zwischen den einzelnen Rippen kann nun die verflüssigte Nahrung eintreten, während feste Partikel hier zurückgehalten und wohl durch den Speichel noch weiter ausgelaugt werden. Damit steht auch im Einklang, daß ich auf Querschnitten oft zwischen den Rippen Klumpen von organinischem Detritus fand.

Wesentlich einfacher als der Kopf der Musciden-Larven ist derjenige der Oestridenten, von denen ich *Gastrophilus equi* untersucht habe. Das kann auch nicht weiter überraschen, wenn wir die Lebensweise dieser Larve in Betracht ziehen. Die Mundhaken (Fig. 26) in die Magenschleimhaut des Pferdes eingeschlagen, hängt sie fast unbeweglich da, ihre Nahrung aus der Magenwand heraussaugend. Da diese Nahrung offenbar sehr gleichmäßiger Natur ist, ist auch der ganze Siebapparat überflüssig geworden; und in der Tat sehen wir auf einem Querschnitt durch den Schlundkopf (Fig. 23), daß die Wandung des Pharynx vollkommen glatt ist. Außerdem ist hier



zwischen die Mundhaken und den Schlundkopf kein Verbindungsstück eingeschaltet, sondern dieser setzt sich direkt nach vorn hin fort bis zu der Stelle, wo die Mundhaken articulieren.

Von Mundteilen sind bei den Larven der Cyclorrhapha nur die beiden Mundhaken vorhanden, die aber nach WEISMANN's embryologischen Untersuchungen als Neubildungen aufzufassen sind. HOLMGREN dagegen ist der Ansicht, daß die Mundhaken den Mandibeln der Orthorrhapha völlig homolog seien. Ohne WEISMANN's Arbeit zu erwähnen, führt er einen weiter unten noch zu besprechenden Vergleich durch zwischen 4 verschiedenen Dipteren-Larven und zwar denen von *Chironomus*, *Phalacrocer*a, *Microdon* und *Musca*. *Microdon*, aus der Tribus *Syrphidae*, zeigt schon einen ganz ähnlichen Kopfbau, wie wir ihn oben für *Anthomyia* und *Musca* kennen gelernt haben, während *Phalacrocer*a sich dem Typus der *Tipula*-Larve anschließt. Ich halte nun bei der großen Differenz zwischen diesen beiden Formen eine direkte Gleichsetzung der Mundteile der *Microdon*- und *Phalacrocer*a-Larve nicht für berechtigt. HOLMGREN sagt (l. c., p. 352): „Die ‚Mundhaken‘ der *Microdon*-Larve sind mit denjenigen der *Phalacrocer*a-Larve homolog. Dies ist so selbstverständlich, daß es keiner besonderen Argumentierung bedarf.“ Mir erscheint dies durchaus nicht so selbstverständlich; in den Abbildungen, die HOLMGREN gibt (fig. 2 u. 5), haben die bei *Phalacrocer*a und *Microdon* mit „md“ bezeichneten Anhänge nicht einmal eine größere Ähnlichkeit in ihrer äußern Form, welche eine Gleichsetzung rechtfertigen könnte. Daß andererseits die Mundhaken von *Microdon* und *Musca* homolog sind, ist bei dem auch sonst übereinstimmenden Bau ihres Kopfes wohl anzunehmen, daß sie aber den Mandibeln entsprächen, müssen wir ablehnen, solange nicht durch genaue embryologische Untersuchungen die WEISMANN'sche Ansicht widerlegt ist.

Erwähnung verdienen noch die Sinnesorgane, die sich am Vorderende dorsal vom Mundeingang vorfinden. Es sind dies 2 Paar von wenig auffälligen Sinnespapillen (Fig. 26), von denen WEISMANN nachwies, daß das obere Paar aus der Antennenanlage, das andere dagegen aus der Anlage des Maxillartasters hervorgeht. Auf einem seitlichen Sagittalschnitt (Fig. 25) durch das Vorderende einer *Musca*-Larve habe ich zufällig beide Organe nebeneinander getroffen. Ich habe auch feststellen können, daß ihre Nerven völlig getrennt verlaufen. Den des obern Sinneskegels konnte ich sicher bis ins Oberschlundganglion verfolgen, während der des untern höchst wahr-

scheinlich zum Unterschlundganglion zieht; doch war mein Präparat hier an einer kleinen Stelle nicht völlig einwandfrei. Es würde dieses Verhalten der Nerven eine Bestätigung der WEISMANN'schen Deutung darstellen. Auch DE MEIJERE (p. 100) schließt sich dieser Deutung an. WANDOLLECK (1898) sieht die Organe auf je einer Seite zusammen als Antennen an, obgleich auch er das oben geschilderte Verhalten der Nerven bestätigt. LOWNE (1890—1892, p. 71) gibt für *Calliphora* an, daß die beiden Sinnespapillen von einem Nerven aus versorgt werden. Er betrachtet daher den ganzen Komplex als den Maxillen homolog. Was die Funktion der Papillen anlangt, so glaubt LOWNE, daß sie im Dienst der Lichtempfindung stehen (eye-like organs, p. 71). Sie gleichen nach seiner Ansicht — abgesehen von der fehlenden Pigmentierung — den Augen des Blutegels (p. 72).

### C. Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipteren-Larven.

Über die Frage, wie der reduzierte Kopf einer *Musca*-Larve zu verstehen sei, haben sich schon verschiedene Autoren geäußert, doch ist bis jetzt HOLMGREN der einzige, der in einer — schon gelegentlich der Mundhakenfrage zitierten — Arbeit eine bestimmte Formenreihe aufgestellt hat, die von dem Kopf der Eucephalen zu dem der Musciden überführen sollte. Seine 4 Übergangsformen sind *Chironomus*, *Phalacrocera*, *Microdon* und *Musca*. *Phalacrocera* unterscheidet sich von *Chironomus* im wesentlichen nur dadurch, daß der Kopf in das 1. Thoracalsegment zurückgezogen ist; bei *Microdon* dagegen ist der Schlundkopf schon so ausgebildet, wie wir ihn für *Anthomyia* kennen gelernt haben. Nun sehen sich zwar die Sagittalschnitte durch die Köpfe von *Microdon* und *Phalacrocera*, wie HOLMGREN sie gibt, ziemlich ähnlich. Wenn man aber auch Querschnitte zum Vergleich heranzieht (was HOLMGREN unterläßt) so sieht man doch einen beträchtlichen Unterschied. Bei *Phalacrocera* durchzieht der Ösophagus frei den ihn rings umgebenden Kopf. Bei *Microdon* dagegen ist er mit dem dorsalen Teil des Kopfes völlig verschmolzen, während das ventrale Kopfhitin zurückgebildet ist.

Wenn ich nun auch mit HOLMGREN in der Deutung des Muscidenkopfes völlig übereinstimme, so glaube ich doch, daß diese Ableitung zu sprunghaft ist und wir uns nach etwas mehr vermittelnden Formen umsehen müssen. Wir brauchen ja nicht von einer kauenden Orthorrhaphen-Larve zu den saugenden Cyclorrhaphen-Larven über-

zuspringen, sondern wir können den Übergang zur saugenden Lebensweise noch sehr gut innerhalb der Orthorrhaphen erfolgen lassen. Ich meine, daß Formen wie *Atherix* und *Tabanus* sich viel zwangloser als Übergänge benutzen lassen und zwar nicht nur deswegen, weil diese Larven mit denen der Cyclorrhaphen die saugende Lebensweise und damit bestimmte Modifikationen des Kopfes teilen, sondern auch die Imagines der Tabaniden weisen durch ihre kurzen Fühler darauf hin, daß sie den stets kurzfühlerigen Cyclorrhaphen näher stehen als die mit langen Fühlern versehenen Polyneura, zu denen *Phalacrocer*a gehört. Schließlich zeigt *Atherix* in der Bildung des imaginalen Auges eine große Ähnlichkeit mit *Musca*, auf die wir nachher zu sprechen kommen werden.

Doch bevor wir auf einen Vergleich eingehen, möchte ich an Hand der farbigen Schemata kurz den Bau der Formen skizzieren, die mir für die Frage der Reduktion von Wichtigkeit erscheinen. Es sind dies die Larven von *Simulia*, *Chironomus*, *Stratiomys*, *Atherix*, *Lonchoptera* und *Musca*. Von diesen gehören die ersten beiden zu der eucephalen Tribus, *Stratiomys* und *Atherix* zu der der Platygengya. *Lonchoptera* nimmt eine Zwischenstellung ein zwischen den letztgenannten und *Musca*, die als Vertreter der Cyclorrhaphen gewählt wurde. Daß ich aus den betreffenden Tribus gerade diese Gattungen wählte, hat nur darin seinen Grund, daß mir der Bau gerade dieser Formen bekannt war. Ich hätte sonst ebensogut andere Gattungen nehmen können.

Am ursprünglichsten ist unter den von mir untersuchten Formen der Kopf von *Simulia* (abgesehen von dem Putzapparat). Fig. 27a stellt einen schematischen Sagittalschnitt durch den Kopf von *Simulia* dar, 27b einen ebensolchen Querschnitt. Es ist hier wie auf allen folgenden Schemata das Chitin des Kopfes schwarz, das des Thorax rot und das des Pharynx braun gehalten. Hypodermis und imaginale Augenanlage sind blau, das Gehirn punktiert und die Muskeln schematisch quergestreift. Außerdem ist zu bemerken, daß alle Sagittalschnittschemata etwas seitlich von der Medianebene geführt zu denken sind, da sonst die paarigen Augenanlagen nicht getroffen wären. Bei *Simulia* sehen wir die denkbar primitivste Ausbildung dieser Teile. Der Kopf ist völlig vom Thorax frei, das Gehirn liegt, wenigstens zum Teil, innerhalb des Kopfes, und die Augenanlagen bestehen in einer Verdickung der Hypodermis der dorsalen Kopfwandung. Dasselbe sehen wir auf dem Querschnittsbild (27b). *Chironomus* (28) unterscheidet sich von *Simulia* dadurch,



daß die ersten Ganglien in den Thorax zurückverlagert sind. Gleichzeitig sehen wir, daß die Augenanlagen nicht mehr unmittelbar der Dorsalseite des Kopfes anliegen, sondern, wie auch MIALL u. HAMMOND feststellten, in einer Hypodermiseinsenkung bestehen, die vom hintern Ende des Kopfes ihren Ursprung nimmt. Ich glaube, daß diese beiden Abänderungen in ursächlichem Zusammenhang stehen und zwar derart, daß die Augenanlagen dem zurückweichenden Gehirn nachfolgen. Wir sehen also hier, innerhalb der Gruppe der eucephalen Larven, schon den Vorgang beginnen, der später (bei *Musca*) zur Bildung der weit zurückverlagerten Kopfblase führt. Auch von einem Endoskelet können wir bei *Chironomus* schon reden, wenn wir den hintern Rand des Kopfes, an dem die Augenblase ansetzt, als solches bezeichnen wollen. Bei *Stratiomys* ist dann dieser Prozeß schon etwas weiter vorgeschritten. Der lange, zum Saugen dienende Pharynx ist ausgebildet, und der Kopf, wenigstens in seiner dorsalen Partie, mußte dieser Längsausdehnung folgen, um den Saugmuskeln Ansatz zu bieten. Sein hinteres Ende ragt daher dorsal weit in den Thorax hinein, um das sog. Endoskelet zu bilden. Das Gehirn liegt weiter hinten. Ihm aufgelagert ist die Augenblase, die wieder von der Hypodermis des Endoskelets gebildet wird. Der Querschnitt durch den vordern Teil des Kopfes (Fig. 29c) weicht nur durch die Uförmige Gestalt des Pharynx von dem der vorher beschriebenen Larven ab. In 29b ist noch ein Schnitt durch die vordere Partie des 1. Thoracalsegments dargestellt, wo das Endoskelet und der Ösophagus von diesem umschlossen werden. Die Anschwellung des Schlundes kommt hier für uns nicht in Betracht, da sie eine auf die Stratiomyiden beschränkte Spezialisierung bildet. Bei der nächsten Form, bei *Atherix* (30), die ja mit den Tabaniden ziemlich übereinstimmt, ist der Kopf weiter in die Thoracalsegmente zurückgezogen und dementsprechend das ventrale Chitin des Kopfes fast völlig geschwunden. Sonst sind hier wesentliche Unterschiede gegen *Stratiomys* nicht vorhanden. Auch hier die vom Endoskelet ausgehende, dem Gehirn dicht angelagerte Augenblase. Im Querschnittbild fallen noch die oben genauer geschilderten Längssäulen auf, die den Pharynx auf beiden Seiten begleiten und an mehreren Stellen mit dem Endoskelet in Verbindung stehen. Durch eine solche Stelle sei der Querschnitt 30b geführt. Die *Lonchoptera*-Larve schiebt sich nach DE MEIJER'S Beschreibung so zwanglos zwischen *Atherix* und *Musca* ein, daß wir für ihre Darstellung eines besondern Schemas überhaupt nicht bedürfen. Ein



Sagittalschnitt gleicht dem von *Atherix*, kann also ebenfalls durch Fig. 30a dargestellt werden, während sie im Querschnitt ein Bild wie Fig. 31b liefert. D. h., ihr Kopf ist nicht weniger zurückgezogen als der von *Atherix*, aber der Pharynx verläuft nicht mehr frei innerhalb des Kopfes, sondern ist an seinen Rändern, wenigstens stellenweise, mit dem Endoskelet verschmolzen, ein Verhalten, das direkt zu *Musca* überführt. Die *Musca*-Larve, im Schema 31 dargestellt, weicht jetzt von *Lonchoptera* nur noch dadurch ab, daß der Kopf völlig in den Thorax zurückgezogen ist. Denn der Thorax muß, wenn die Homologie mit dem Vorigen gewahrt bleiben soll, bis zum Endoskelet oder bis in den Frontalsack (WAHL, p. 43) hinein gerechnet werden, wie es im Schema durch die Farbe angedeutet ist. Das ventrale Chitin des Kopfes ist, entsprechend dessen vollständiger Überdeckung durch den Thorax, fast völlig reduziert. Das Chitin, welches das Kopfatrium umgrenzt, muß also, wenn diese Ableitung richtig ist, zum mindesten in der dorsalen Region dem vordern Teil des 1. Thoracalsegments entsprechen. Der wesentliche Unterschied (aber in Übereinstimmung mit *Lonchoptera*) gegen *Atherix* besteht in einer Tatsache, die aus einem Vergleich der schematischen Querschnittbilder deutlich hervorgeht: Wir haben kein vom Pharynx gesondertes Endoskelet mehr, sondern dieses ist der Länge nach an seinen ventralen Rändern mit dem Pharynx verschmolzen. Durch die Längssäulen der *Atherix*-Larve ist ja das Chitin des Endoskelets schon in unmittelbare Nähe des Pharynx gebracht (30b), aber von einer Verschmelzung ist hier in der ganzen Länge des Pharynx noch nichts zu sehen. Wir kommen so zu der Ansicht, daß von dem einheitlichen Schlundkopf der Musciden und Oestriden die dorsale Partie dem Kopf, die ventrale dem Pharynx homolog ist. Eine solche Verschmelzung (wie sie auf dem Querschnitt 31b durch den Übergang von der braunen zur schwarzen Farbe gekennzeichnet ist) bedeutet offenbar eine weitere Vervollkommnung des Saugapparats. Denn es läßt sich denken, daß bei *Atherix* z. B. durch Kontraktion der Dilatatorenmuskeln der ganze Pharynx nur dem Endoskelet genähert werden könnte, ohne daß sein Volumen erweitert würde. Bei *Musca* dagegen, wo Pharynx und Endoskelet fest verbunden sind, kann der erstere seine Lage zum Endoskelet nicht mehr verändern. Eine Kontraktion der Dilatatorenmuskulatur bewirkt lediglich eine Erweiterung des Pharynxlumens. Einen der wichtigsten Gründe dafür, die obere Partie des Schlundkopfes als Kopf aufzufassen, sehe ich in der Anlage der dem

Gehirn aufgelagerten imaginalen Kopfblase, deren Wandung direkt in die Hypodermis eben jener Chitinpartie übergeht.

Nach der eben dargelegten Auffassung ist also der Kopf der Musciden-Larven eingezogen und nicht eingestülpt. Diese beiden Begriffe sind nicht immer mit der erforderlichen Schärfe auseinander gehalten worden. Wird ein Körperteil eingezogen, so ändern die einzelnen Teile des Organs ihre Lage zueinander nicht, sondern dieses versinkt als ein starres Gebilde in den Körper hinein. Bei einer Einstülpung dagegen muß das betr. Organ umgekrempelt werden, so daß die früher nach außen schauende Wandung nach innen zu liegen kommt und einen Hohlraum umgrenzt. Selbst WAHL, der in seiner Arbeit über *Eristalis* für eine scharfe Terminologie eintritt, unterscheidet diese beiden Begriffe nicht genügend. p. 43 heißt es: „Bei allen Syrphiden- und Muscidenlarven ist ein Teil des Kopfes eingezogen.“ Dann fährt er fort: „Bezüglich dieses eingestülpten Kopfteiles u. s. w.“ Und doch ist es für die richtige Auffassung des larvalen und der Entstehung des imaginalen Kopfes bei den Cyclorrhaphen von allergrößter Bedeutung, ob und inwiefern wir den Larvenkopf als eingestülpt auffassen. Die ältern Autoren und mit ihnen KORSCHOLT-HEIDER fassen den Kopf der Musciden-Larven als völlig eingestülpt auf, wie es am deutlichsten aus der Fig. 527 (p. 866) in dem Lehrbuch der letztgenannten Autoren hervorgeht. Diese Abbildung, auf die auch schon DE MEIJERE (1901, p. 116) aufmerksam gemacht hat, stellt einen schematischen Sagittalschnitt durch eine *Musca*-Larve dar. Der gesamte Schlundkopf ist hier als einheitlicher Hohlraum gezeichnet, von dessen hinterm Ende nebeneinander die Kopfblase und der Ösophagus entspringen. Dazu heißt es (p. 867 desselben Buches):

„Man hat diese eingestülpte Partie des Kopfes, in deren Grunde nun der Oesophagus mündet, mit dem nicht ganz glücklich gewählten Namen Schlundkopf oder Pharynx bezeichnet und muß sich gegenwärtig halten, daß der darunter verstandene Hohlraum nicht dem Darmkanal zugehört.“

Durch diesen Satz ist jene irrtümliche Auffassung am besten wiedergegeben. Ich möchte die Namen Schlundkopf und Pharynx durchaus nicht als identisch verwenden. Mit Pharynx oder Schlund bezeichne ich den vordern Teil des Ösophagus, insofern er sich durch stärkere Chitinbildung oder sonstwie vom übrigen Ösophagus unterscheidet. „Schlundkopf“ wähle ich als Verdeutschung des langen Wortes Cephalopharyngealskelet, verstehe darunter also ein Gebilde, in dem Schlund und

Kopf zu einem einheitlichen Chitingebilde verschmolzen sind. Ferner ist mit „Schlundkopf“ kein Hohlraum bezeichnet, denn ein solcher ist — abgesehen von dem ziemlich engen Pharynxlumen — nicht vorhanden, sondern der Schlundkopf besteht aus einem Komplex von Chitin, Muskeln und Gewebe. Ein solcher Hohlraum müßte allerdings vorhanden sein, wenn wirklich der Kopf der Larve wie ein Handschuhfinger in den Thorax hineingestülpt wäre. Es würde dann die äußere Kopfwand zur Wandung dieses Hohlraumes werden. Da sich aber eine derartige Höhlung nicht findet und der Ösophagus in Wirklichkeit mittels des Pharynx vorn am Kopf mündet, muß man das Vorhandensein eines eingestülpten Kopfes überhaupt bestreiten.

Eine andere Frage ist die, ob ein Teil des Kopfes eingestülpt ist. Nach WAHL (1900) soll der Frontalsack (= Endoskelet) eine solche eingestülpte Kopfreion darstellen. In dieser Auffassung sind ihm die meisten Autoren gefolgt. Ich sehe auch hier noch keine Einstülpung des Kopfes. Denn wenn wir an einem Vergleich mit *Atherix* und *Lonchoptera* festhalten, müssen wir, wie aus dem Schema hervorgeht, die dorsale Lamelle des Frontalsackes schon dem 1. Thoracalsegment zurechnen. Das Chitin des Kopfatriums gehört also, wenigstens an der Dorsalseite, schon dem 1. Thoracalsegment an. Eingestülpt ist also dieses Thoracalsegment, nicht aber der Kopf. Diese Auffassung halte ich für die einzig mögliche, wenn wir überhaupt den Kopf der Musciden-Larven mit dem der übrigen Dipteren-Larven streng vergleichen wollen.

Ich will jedoch nicht verschweigen, daß sich gegen diese Deutung auch einige Schwierigkeiten geltend machen.

Erstens hat WEISMANN direkt beobachtet, daß während der Embryonalentwicklung von *Musca* der Vorderkopf tatsächlich eingestülpt wird. Wie diese Beobachtung mit meiner Deutung in Einklang zu bringen sei, kann ich nicht angeben. Vielleicht würde hier eine mit der Schnittmethode durchgeführte Untersuchung über die Entstehung des Kopfes bei Musciden-Larven Aufklärung schaffen können.

Zweitens ist zu beachten, daß die beiden am Vorderende der *Musca*-Larve befindlichen Sinnesorgane, die wir als Antenne und Maxillartaster anzusehen haben, jetzt mit dem 1. Thoracalsegment in näherer Verbindung stehen als mit dem Kopf. Doch halte ich es bei den eigenartigen Verschiebungen, die während der Embryonalentwicklung am Kopf der *Musca*-Larve auftreten, für sehr wohl

denkbar, daß die beiden lateralen Teile des Kopfes, auf denen diese Tastorgane stehen, nach vorn vorgeschoben wurden. Ja, sie mußten sogar am vordern Ende des Tieres verbleiben, wenn sie als Tastorgane überhaupt von Nutzen sein sollten. Bei dem Zurücksinken des Kopfes mußten sie sich an der Oberfläche halten, um den Verkehr mit der Außenwelt zu vermitteln.

Zum Schluß sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle Herrn Geheimrat WEISMANN meinen herzlichsten Dank für die Anregung zu dieser Arbeit auszusprechen und für das stete Interesse, mit dem er deren Fortgang verfolgte. Auch seinen Assistenten, Herrn Privatdozent Dr. SCHLEIP und Herrn Dr. KÜHN, bin ich zu herzlichem Dank verpflichtet für die lebenswürdige Förderung, die sie meiner Arbeit durch schätzenswerte Ratschläge dauernd haben zuteil werden lassen. Aufrichtigen Dank schulde ich ferner Herrn Dr. P. SACK in Frankfurt a. M., der die Güte hatte, eine Reihe mir unbekannter Dipteren-Larven zu bestimmen.

---



## Literaturverzeichnis.

- BENGTSSON, Zur Morphologie des Insektenkopfes, in: Zool. Anz., Vol. 29 (1905), p. 457.
- , Bidrag till kännedom om larven af *Phalacrocera replicata*, in: Lunds Universitets Årsskrift, Vol. 33 (1897), Andra afdelningen.
- BRAUER, F., Die Zweiflügler des kais. Mus. zu Wien. III, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 1883.
- HOLMGREN, Zur Morphologie des Insektenkopfes: Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipterenlarven, in: Zool. Anz., Vol. 27 (1904), p. 343—354.
- , Morphologie des Kopfes der Chironomuslarve, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76, p. 439.
- , Monographische Beschreibung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve (*Mycetophila ancyliformans*), *ibid.*, Vol. 88 (1907), p. 1—77.
- MEINERT, De encephale Myggelarver, in: Dansk. Videnskab. Selsk. Skrift. naturv. math. Afd., Vol. 3, 1885—1886.
- MIALL and HAMMOND, The development of the head of *Chironomus*, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Vol. 5.
- DE MEIJERE. Ueber die Larve von *Lonchoptera*, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Syst. (1901), p. 87—132.
- MÜGGENBERG, Larve und Puppe von *Cylindrotoma glabrata*, in: Arch. Naturg., Jg. 67, Beiheft (1901), p. 169—186.
- PANTEL, Le Thrixion Halidayanum, in: Cellule, Vol. 15, p. 1—290.
- RASCHKE, Die Larve von *Culex nemorosus*, in: Arch. Naturg., Jg. 53 (1887), p. 133—165.
- TRÄGÅRDH, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Larve von *Ephydra riparia*, in: Ark. Zoologi, Vol. 1, 1903, p. 1—42.
- VANEY, Des larves et des métamorphoses des Diptères, in: Ann. Univ. Lyon, Vol. 1 (Nouv. sér.), Fasc. 9 (1902).

- WAHL, Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von *Eristalis tenax*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 5, 1899—1900.
- WANDOLLECK, Zur Anatomie der cyclorrhaphen Dipterenlarven. Anatomie der Larve von *Platycephala*, in: Abh. Ber. zool. Mus. Dresden, 1899, Festschrift A. B. MEYER, No. 7.
- , Die Fühler der cyclorrhaphen Dipterenlarven, in: Zool. Anz., Vol. 21 (1898), p. 283.
- WEISMANN, Die Entwicklung der Dipteren im Ei, in: Z. wiss. Zool., Vol. 13 (1863).
- , Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*, *ibid.*, Vol. 16 (1866).
- WILKINSON, The pharynx of the *Eristalis*-larva.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf die Larven.

Sie wurden mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat auf einen mit dem Mikroskoptisch in gleicher Höhe befindlichen Zeichentisch entworfen. „Ok.“ und „Obj.“ beziehen sich auf die benutzten Okulare und Objektive von LEITZ-Wetzlar.

<i>at</i> Antenne	<i>mtm</i> Mentum
<i>au</i> Auge	<i>mx</i> Maxille
<i>esk</i> Endoskelet	<i>oes</i> Ösophagus
<i>kf</i> Kiefer	<i>ol</i> Oberlippe
<i>lb</i> Labium	<i>osg</i> Oberschlundganglion
<i>lt</i> Lippentaster	<i>ph</i> Pharynx
<i>md</i> Mandibel	<i>sm</i> Submentum
<i>mh</i> Mundhaken	<i>spg</i> Speicheldrüsengang
<i>mt</i> Maxillartaster	<i>usg</i> Unterschlundganglion

### Tafel 17.

- Fig. 1. *Chironomus*. Kopf in ventraler Ansicht.  
 Fig. 2. *Chironomus*. Kopf in dorsaler Ansicht.  
 Fig. 3. *Chironomus*. Unterlippe im Längsschnitt. Ok. 1, Obj. 7.  
 Fig. 4. *Simulia*. Kopf in ventraler Ansicht. Ok. 3, Obj. 2.  
 Fig. 5. *Simulia*. Mentum (a) und Submentum (b), beide herauspräpariert. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 6. *Simulia*. Mündung von Ösophagus und Speicheldrüse sowie Labium, linke Maxille und linke Mandibel in natürlicher Lage. Ok. 3, Obj. 2.  
 Fig. 7. *Simulia*. Seitlicher Sagittalschnitt durch den Kopf.  $dr_1$  und  $dr_2$  die beiden Drüsen, die das zum Anheften dienende Secret liefern. Ok. 2, Obj. 3.  
 Fig. 8. *Simulia*. Die Drüse  $dr_1$  der Fig. 7. Ok. 0, Obj. 7.  
 Fig. 9. *Sciara*. Kopf in Ventralansicht. *mp* Maxillarplatte. Ok. 1, Obj. 3.

### Tafel 18.

- Fig. 10. *Tipula gig.* Vorderende der Larve in Ventralansicht. Der Kopf schimmert durch das 1. Thoracalsegment hindurch. Ok. 1, Obj. 1.  
 Fig. 11. *Tipula gig.* Dorsaler Teil des Kopfes mit dem daranhängenden Ösophagus und Mentum in seitlicher Ansicht. Ok. 3, Obj. 1.

Fig. 12. *Tipula gig.* Dasselbe Präparat wie in Fig. 11 in ventraler Ansicht. Ok. 3, Obj. 1.

Fig. 13. *Tipula gig.* Die beiden Hälften des ventralen Kopftheiles in dorsaler Ansicht. Ok. 3, Obj. 1. a Chitinanhang der Mandibel.

Fig. 14. *Tabanus.* Vorderende in Seitenansicht. Ok. 1, Obj. 1.

Fig. 15. *Atherix.* Vorderende in ventraler Ansicht. Das ventrale Chitin des Thorax ist entfernt. Ok. 0, Obj. 2. X, XX und XXX bezeichnen die 3 Stellen, an denen die Chitinleisten *chl* mit dem Endoskelet zusammenhängen.

Fig. 16. *Atherix.* Ende des Kopfes in seitlicher Ansicht. Ok. 1, Obj. 4.

Fig. 17. *Atherix.* Spitze des Mundhakens. Ok. 3, Obj. 7.

Fig. 18. *Stratiomys.* Linker Kiefer. Ok. 3, Obj. 4.

Fig. 19. *Stratiomys.* Kopf in Seitenansicht. Ok. 1, Obj. 3.

Fig. 20. *Stratiomys.* Kopf in dorsaler Ansicht. Ok. 1, Obj. 3.

#### Tafel 19.

Fig. 21. *Anthomyia.* Querschnitt durch den hintern Teil des Schlundkopfes. Ok. 3, Obj. 4.

Fig. 22. *Anthomyia.* Querschnitt durch den vordern Teil des Schlundkopfes. Ok. 3, Obj. 4.

Fig. 23. *Gastrophilus equi.* Querschnitt durch den Schlundkopf. Ok. 1, Obj. 4.

Fig. 24. *Musca.* Sagittalschnitt durch das Vorderende. Ok. 2, Obj. 2.

Fig. 25. *Musca.* Sagittalschnitt durch die am vordern Larvenende befindlichen Sinnesorgane (Antenne und Maxillentaster). Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 26. *Gastrophilus equi.* Vorderende in Ventralansicht. Ok. 1, Obj. 4.

Die schematischen Zeichnungen 27—31 veranschaulichen die Reduktion des Kopfes bei den Dipteren-Larven. Die Bedeutung der Farben ist:

Schwarz ist das Chitin des Kopfes,

Rot das Chitin des Thorax,

Braun das Chitin des Pharynx,

Blau Hypodermis und imaginale Augenanlagen.

Punktiert: Gehirn.

Quergestreift: Muskeln.

Fig. 27. *Simulia.* a Sagittalschnitt, b Querschnitt.

Fig. 28. *Chironomus.* a Sagittalschnitt, b Querschnitt.

Fig. 29. *Stratiomys.* a Sagittalschnitt, b Querschnitt durch die hintere, c durch die vordere Partie von Fig. 29a.

Fig. 30. *Atherix.* a Sagittalschnitt, b Querschnitt.

Fig. 31. *Musca.*



*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Beiträge zur Morphologie und Systematik der Paractinopoden.

Von

**Siegfried Becher.**

Privatdozent und Assistent am Zoologischen Institut in Gießen.

Mit Tafel 20—24 und 2 Abbildungen im Text.

---

## Vorbemerkung.

Der Inhalt der vorliegenden Untersuchungen bildet kein abgerundetes, in sich geschlossenes Ganzes. Eine Reihe mehr oder weniger selbständiger Mitteilungen sind darin vereinigt. Sie werden fast nur zusammengehalten durch den gemeinsamen Boden, auf dem sie erwachsen sind.

Ich war ursprünglich mit der Absicht an diese Untersuchungen herangetreten, mehrere früher gewonnene Ergebnisse auf breitere vergleichende Basis zu stellen. Es sollte gezeigt werden, daß das Vorkommen von kontraktile Rosetten ein allgemeines, das Vorhandensein von Rudimenten der Radiärkanäle, von Sinnesgruben hinter dem Tentakelkranz, der Besitz der primitivsten Kalkringsform nicht völlig isolierte Tatsachen waren, wie man nach meinen frühern Untersuchungen vielleicht vermuten konnte. Obwohl ich meine Nachforschungen in diesen Richtungen nicht so weit ausdehnen konnte, wie ich meist beabsichtigte, so hoffe ich doch durch den Nachweis eines nicht völlig beschränkten Vorkommens jener Verhältnisse ihre Bedeutung gehoben zu haben.

Im Verlaufe der Arbeit traten für mich andere Aufklärung heischende Dinge hinzu. Ich fand nämlich bald, daß einige Verhältnisse der gröbern Anatomie auch unserer häufigsten *Synapta*-Art (*inhaerens*) noch gänzlich unbekannt waren. Die Untersuchungen über den Ausführungsgang der Geschlechtsorgane und die Auffindung des Genitalsinus (Aboralsinus) bei Synaptiden stehen im Zentrum dieser Nachforschungen. Neue Beobachtungen über Nervensystem, Sinnesorgane und anderes reihen sich an.

Dazu tritt endlich der auf einige Befunde gestützte Versuch einer genauern Zurückführung der Gestalt der ankerförmigen Kalkkörper der Synaptiden sowie Bemerkungen über Kalkkörper von mehr systematischem Charakter. Diese Darlegungen berühren auch die Trennung zweier hier behandelter Arten. Das ist der Grund dafür, daß sie in der Arbeit an erster Stelle mitgeteilt werden.

Mein Material von *Leptosynapta bergensis* verdanke ich der Biologischen Anstalt in Helgoland. Einige Exemplare der typischen Form von *Leptosynapta inhaerens* (O. F. MÜLLER) erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit HJ. ÖSTERGREN'S. Ich bin ihm dafür zu großem Dank verpflichtet.

## I. Über *Leptosynapta bergensis* (ÖSTERGREN) und *inhaerens* (O. F. MÜLLER).

### 1. Systematisches. Kalkkörper.

*Leptosynapta bergensis* gehört zu jenen Synaptinen, deren Verschiedenheit von *Leptosynapta inhaerens* lange verborgen geblieben ist, obwohl man als sicher annehmen kann, daß dieselbe auch früher häufig gesammelt worden ist. ÖSTERGREN selbst, dem die Aufstellung der neuen Art zu danken ist, wurde auf die Verschiedenheit derselben bei der Untersuchung von Exemplaren aufmerksam, die bereits im Jahre 1858 gesammelt worden waren. Nach der genauen Beschreibung, die der genannte Autor (1905) von dieser Art gegeben hat, kann ihre Selbständigkeit — wenigstens gegenüber *inhaerens* — kaum noch bezweifelt werden. Es scheint sogar, als wenn *Leptosynapta bergensis* von *L. inhaerens* nicht nur verschieden wäre, sondern den Typus einer Gruppe von Arten bildete, die der Reihe von Formen, die sich an *L. inhaerens* dicht anschließen, gegenüberstehen.

So unterliegt es keinem Zweifel, daß die *L. galiennii* [HERAPATH]

von *bergensis* viel weniger verschieden ist als die bekannte Art O. F. MÜLLER'S. H. L. CLARK (1907) will sogar die beiden Arten vereinigen; und in der Tat scheint ihre Identität nicht ausgeschlossen. Wir behalten hier jedoch den ÖSTERGREN'schen Namen bei, weil sich die von mir untersuchten Exemplare aufs engste dem von diesem Forscher beschriebenen Typus anschließen. Die Tatsache, daß die Kalkkörper eines großen Exemplares von *Leptosynapta galiennii* sehr klein und kaum größer als die der *L. inhaerens* waren, spricht übrigens für die Selbständigkeit der von ÖSTERGREN beschriebenen Art. Wenigstens dürfte daraus hervorgehen, daß die Verschiedenheiten nicht auf Größen- und Altersdifferenzen beruhen. In demselben Sinne spricht die Tatsache, daß die kleinern Platten von *Leptosynapta galiennii* nicht etwa weniger Löcher und eine schwächere Bezeichnung des Außenrandes, sondern gerade umgekehrt mehr Löcher und eine fast ununterbrochene Reihe von Zähnen um die Peripherie des freien Plattenrandes aufweisen. Besonders das letztere Merkmal scheint mir, wenn auch scheinbar geringfügig, so doch sehr konstant zu sein, denn ich habe bei meinen Exemplaren nie Platten mit vollständiger Bezeichnung des Außenrandes gefunden. Wenn überhaupt Zähne am Außenrande auftreten, so sind es immer nur einige wenige Rauigkeiten (Taf. 20, Fig. 11). Da in dieser Hinsicht eine vollständige Übereinstimmung meiner Befunde mit ÖSTERGREN'S Beschreibung seiner *Leptosynapta bergensis* besteht und da auch die verhältnismäßig geringe Zahl von Löchern in den Ankerplatten eine deutliche Verschiedenheit von *Synapta macrankyra* LUDWIG beweist, so glaube ich, wie bemerkt, meine Exemplare der ÖSTERGREN'schen Form zuweisen und den Namen *Synapta bergensis* ÖSTERGREN beibehalten zu müssen.

Die von mir untersuchten Exemplare stammen von Helgoland. Von der Biologischen Anstalt wurden die ersten derselben an Herrn Geheimrat LUDWIG geschickt und mir von diesem in dankenswerter Weise zur Bestimmung und weiteren Untersuchung anvertraut. Später erhielt ich noch mehrmals konserviertes und frisches Material von Helgoland.

Herrn Prof. CL. HARTLAUB verdanke ich genauere Angaben über die Orte des Vorkommens bei Helgoland. Dieselben liegen WNW von Helgoland 4 Meilen ab und NNW 6—7 Meilen ab und weisen beide Schlickboden auf. Von ÖSTERGREN wurde die Art an der Westküste von Norwegen (Bergen und Trondhjemsfjord) und Schweden (Kristineberg in Bohuslän) sowie an den Färöern gefunden.

Daß diese in Helgoland gefischte *Synapta*-Art von *L. inhaerens* verschieden war und mit ÖSTERGREN'S *S. bergensis* übereinstimmte, erkannte ich nicht mit Hilfe der von jenem Forscher angegebenen Merkmale: die Zahl und die Größenverhältnisse der Fühlerfigur waren an den konservierten Exemplaren nicht leicht zu erkennen, und die Feststellung des Vorhandenseins eines Muskelmagens oder einer Darmschlinge machte eine Öffnung meiner kleinen und zerstückelten Tiere notwendig. Es gelang mir jedoch, die Verschiedenheit von *Synapta inhaerens* und die Zugehörigkeit zu *bergensis* mit Sicherheit zu erkennen, ehe ich zu einer genauern anatomischen Untersuchung übergehen konnte.

Aus dem Vergleich einer Ankerplatte der beiden Arten ergibt sich nämlich ein augenfälliger Unterschied, den ÖSTERGREN nicht erwähnt hat. Das Zentralloch des freien Endes der Ankerplatten ist bei beiden Arten meist von 6 Löchern umgeben. Dasjenige dieser 6 Löcher, das vom Bügelende am weitesten entfernt ist und am freien Pol der Ankerplatte liegt, ist bei den meisten Exemplaren von *Synapta inhaerens*<sup>1)</sup> bedeutend größer als die benachbarten und als das Zentralloch, wogegen dasselbe bei *S. bergensis* ungefähr gleichgroß und häufig sogar kleiner ist als die übrigen (vgl. Taf. 20, Fig. 1 u. 2). Freilich kommt hinzu, daß bei *Synapta bergensis* das von uns betrachtete Loch der Gitterplatte häufig durch mehrere ersetzt wird. Da diese dann aber begreiflicherweise noch kleiner werden, so wird der hier betonte Unterschied gegen *S. inhaerens* dadurch nur auffällender. Denkt man sich den äußern Teil der Peripherie dieser Löcher verbunden, so erhält man den Umkreis des Loches, das bei den einfachen Platten an dieser Stelle steht, und kann nun feststellen, daß sogar dieser mehrere Löcher einschließende Kreis gewöhnlich nicht größer ist als das zentrale oder ein benachbartes seitliches Loch. In andern Fällen aber übertreffen die an jenem Pol der Ankerplatte liegenden kleinern Löcher in ihrer Gesamtheit das Zentralloch merklich an Größe. Da ich zunächst der Ansicht war, daß jene kleinern Löcher immer durch Teilung des ursprünglich einfachen endständigen Loches des freien Plattenendes entstanden, so schien mir diese Tatsache mit der obigen Regel über die Gleichheit der oft erwähnten Durchbrechungen der Ankerplatte bei *Synapta bergensis* nicht übereinzustimmen.

1) Meine *inhaerens*-Exemplare von Helgoland stimmen in dieser Hinsicht vollkommen mit den norwegischen Exemplaren, die mir Herr HJ. ÖSTERGREN in dankenswerter Weise zur Verfügung stellte, überein.



Genauere Beobachtungen von Platten, die bereits die 6 ein Zentralloch umgebenden primären Löcher aufwiesen, jedoch offenbar in Vermehrung der Lochzahl begriffen waren, lehrten jedoch, daß jene kleinen Löcher am freien Pole der Platte auf zwei verschiedene Weisen entstehen können: einerseits kann sich einer der Zähne des Lochrandes zu einem Dorn vergrößern, das Loch durchqueren und mit dem gegenüberliegenden Rande verwachsen. Fig. 8, Taf. 20, stellt eine Ankerplatte in einem Übergangsstadium dar, welche diese Entstehungsweise erläutert. In diesem Falle muß natürlich der Umfang der beiden (oder der 3) sekundären Löcher gleich dem des primären sein.

Andrerseits können auch von vornherein an dem freien Ende der Platte 2 (oder mehr) Löcher angelegt werden. Um diese Art der Anlage mehrerer Löcher zu verfolgen, muß man unfertige Platten untersuchen. Fig. 6, Taf. 20 stellt ein Bildungsstadium einer Ankerplatte dar, bei dem das Zentralloch eben zum Verschluß kommt.<sup>1)</sup> An der Verschlußstelle aber verschmelzen die sich entgegenwachsenden Kalkstäbe nicht einfach, sondern entsenden nach oben zwei zu einem verwachsene Fortsätze, welche späterhin den Balken bilden, der die beiden an der Stelle eines Loches entstehenden Durchbrechungen trennt. Bei einer derartigen Entstehung der Löcher ist klar, daß der Gesamtumfang derselben denjenigen eines der 7 Primärlöcher leicht übertreffen kann.

Da aber wenigstens die Teillöcher kleiner bleiben als die benachbarten primären Durchbrechungen, so bleibt die oben angegebene Regel auch in diesem Falle bestehen.

Es wäre von großem Interesse, an der Hand des hier gegebenen Merkmales die ältern Beschreibungen der *Synapta inhaerens* zu prüfen.

Es scheint, als ob der gegebene Unterschied in der Größe der Durchbrechungen der Ankerplatten mehr bedeutete als ein bloßes Artmerkmal. Er trennt vielleicht nicht nur *Leptosynapta bergensis* von *inhaerens*, sondern den ganzen Kreis von *bergensis*-ähnlichen Formen von denjenigen Arten, die sich an *L. inhaerens* anschließen. Wenigstens ergibt sich aus den Figuren ÖSTERGREN'S (1905, p. 142 u. 151) und CLARK'S (vgl. z. B. 1907, tab. 5, fig. 2 u. 4), daß *Leptosynapta decaria* sich durch die größere Weite der mittlern Lochreihe und besonders des endständigen Loches — wie in andrer Beziehung — an *L. inhaerens*

1) Die vorhergehenden Figuren demonstrieren die ganze Entwicklung der Kalkplatten, die wohl keines weitem Kommentars bedarf.

anschließt, während *L. acanthia* umgekehrt die schon von ÖSTERGREN (l. c., p. 146) betonte Ähnlichkeit mit *L. bergensis* auch in jenem Merkmal der Kalkkörper nicht verleugnet.

Indessen bliebe zu untersuchen, ob durch eine solche Trennung nicht *L. girardii* und *roseola* von *inhaerens* getrennt und zu der andern Gruppe gestellt werden müssen. Und ich kann nicht entscheiden, ob eine solche Annäherung an *L. bergensis* nicht unnatürlicher wäre.

Jedenfalls dürfte der genannte Unterschied in den Ankerplatten bei einer Revision der *Leptosynapta*-Arten von Wert sein. Leider fehlt mir das Material, um diese Revision auf genügend breiter Basis durchzuführen. Nur auf eine Konsequenz sei mir gestattet hinzuweisen. Bei Betrachtung der Abbildungen, die R. SEMON (1887<sub>1</sub>, tab. 10, fig. 16) von der Kalkkörperentwicklung der *Synapta inhaerens* des Mittelmeeres gegeben hat, fiel mir ihre Verschiedenheit von den Ankerplatten der typischen nordischen Form auf. Diese Verschiedenheit besteht im wesentlichen darin, daß das äußerste Loch des freien Gitterplattenrandes bei den von SEMON abgebildeten Platten wie bei denen von *bergensis* nicht größer ist als die benachbarten Löcher. Später hatte ich Gelegenheit, diese Verhältnisse an Kalkkörperpräparaten von mittelmeerischen Synapten nachzuprüfen. In der Tat ähneln die Platten jener Mittelmeerform, was das erwähnte Merkmal angeht, meist der *L. bergensis* mehr als der typischen *L. inhaerens*. Andererseits ist diese Mittelmeerform der *L. inhaerens* auch sicherlich von *L. bergensis* verschieden, so daß man sie als Unterart ansehen und einen besondern Namen für dieselbe in Anwendung bringen müßte (am besten wohl den alten *pinnata* von GRUBE 1840), wenn die Verschiedenheit von *L. girardii* festgestellt wäre.

Daß es sich in *L. bergensis*, *inhaerens* und auch der Mittelmeerart um charakteristisch verschiedene Formen handelt, wird deutlich werden, wenn ich auf folgende Tatsachen hinweise:

1. Die Übereinstimmung in der Größe der Löcher des freien Plattenendes ist *bergensis* und der Mittelmeerform gemeinsam, sie trennt die letztere <sup>1)</sup> von der typischen *inhaerens*.

1) Ich konnte auf Grund dieses Merkmals vermuten, daß die Platte von „*inhaerens*“, die WOODLAND im Jahre 1906, tab. 33, fig. 43 abbildete, von einem nordischen Individuum, daß dagegen die Abbildung aus dem Jahre 1907<sub>2</sub>, tab. 30, fig. 23 von einem Mittelmeertier stammte. Der Text bestätigte das; Plymouth bzw. Neapel waren die Fundstellen. Es gibt allerdings bei *L. inhaerens* Individuen, die besonders vorn viele

2. Die die Plattenbreite übertreffende Entfernung der Anker-  
spitzen ist für *bergensis* charakteristisch und trennt diese Form von  
*S. inhaerens* und der Mittelmeerform des *inhaerens*-Kreises.

3. Für die Mittelmeerform kommt außer dem oben genannten  
Merkmal häufig noch der besonders schmale Anker und die relativ  
zur Länge besonders breite Platte in Betracht.

Zur Präzisierung dieser Beziehung mag folgende Tabelle dienen.  
In derselben ist neben dem mehrfach erwähnten Merkmal die Größe  
der Verhältnisse von Ankerlänge, Ankerbreite, Plattenlänge und  
Plattenbreite eingetragen. Die einzelnen Werte für die Größe sind  
Durchschnitte aus vielen Messungen, die an zueinander gehörigen  
Ankern und Ankerplatten ausgeführt wurden. Die Zahlen geben nur  
die relativen Werte. Um aus ihnen die absolute Größe in  $\mu$  zu er-  
halten, sind dieselben mit 5,5 zu multiplizieren.

	<i>L. bergensis</i>	<i>L. inhaerens</i>	Mittelmeerform
Terminalloch des freien Plattenendes im Ver- gleich zu den übrigen Löchern	gleich	bedeutend größer	gleich
Ankerbreite	38	20	15; 14; 15
Ankerlänge	56	37	38; 27; 26
Ankerbreite	38	20	15; 14; 15
Plattenbreite	32	22	23; 17; 16
Plattenlänge	50	32	27; 22; 22
Ankerlänge	56	38	38; 27; 26
Plattenlänge	50	32	27; 22; 22
Plattenbreite	32	22	23; 17; 16

Die angegebenen Verhältnisse stimmen mit den von ÖSTERGREN  
gefundenen gut überein. Nur das Verhältnis von Plattenlänge zu  
Ankerlänge ist bei ÖSTERGREN etwas kleiner ( $\frac{3}{4}$ ). Die absolute  
Größe der Kalkkörper ist nach unsern Messungen etwas kleiner.  
Das erscheint verständlich, wenn man bedenkt, daß meine Exemplare  
verhältnismäßig klein und sicherlich selten größer als 10 cm waren.  
Ich habe auch Messungen von Kalkkörpern aus dem mittlern und  
hintern Körperabschnitt gemacht und fand dabei nicht eine so auf-  
fällige Größenzunahme wie der genannte Forscher, ein Unterschied.

Platten mit kleinem Terminalloch, und Exemplare von der Mittelmeerform,  
die Platten mit großem Terminalloch aufweisen; indessen folgt die große  
Mehrzahl der Platten der oben genannten Regel.



der jedoch vielleicht darauf beruht, daß meine Exemplare fast alle ihr Hinterende durch Zerstückelung verloren hatten. Aus diesem Grunde wurde auch auf die Wiedergabe jener Messungswerte verzichtet.

Im übrigen herrscht in bezug auf die Kalkkörper eine sehr gute Übereinstimmung mit ÖSTERGREN'S Angaben, so daß wir uns auf einige kurze Bemerkungen beschränken können. Die Zahl der Löcher des freien Teiles der Ankerplatten beträgt im einfachsten Falle 7. Eine Vermehrung kann aber, wie bemerkt, dadurch eintreten, daß das am einen Pol liegende Loch primär oder sekundär durch mehrere (meist 2—3) ersetzt wird. Außerdem treten zu jenen das Zentralloch umgebenden Durchbrechungen weiter dem Rande zu häufig akzessorische Löcher hinzu, und zwar gewöhnlich 2, je 1 links und rechts am äußersten Plattenende. Wie unsere Abbildungen Taf. 20, Fig. 1, 11 u. 9 zeigen, können dieselben sowohl bei Platten mit der Lochzahl 7 als auch bei solchen mit vermehrten Durchbrechungen auftreten. Es können also in manchen Fällen 11 Löcher im freien Ende der Gitterplatte auftreten, und diese Zahl wird in der Tat nur sehr selten überschritten; die von H. L. CLARK vermutete Identität mit *L. macrankyra* (und vollends die Zugehörigkeit dieser und der hier besprochenen Art zu *L. inhaerens*) scheint mir daher nicht wahrscheinlich. Alle Löcher jenes größern Teiles der Ankerplatten sind meist dicht mit Zähnen besetzt, wogegen der Außenrand der Platten durchaus nicht immer und auch dann nur in dem Maße gezahnt zu sein pflegt, wie es Fig. 11, Taf. 20 angibt. Deshalb scheint mir CLARK (wie schon früher bemerkt) auch darin zu weit zu gehen, daß er *L. bergensis* mit *L. galiemii* vereinigt, ohne den bestimmten Beweis dafür zu haben.

Das Bügelende der Platte besitzt ungefähr 10 Löcher außer den beiden großen, welche vom Bügel durchquert werden. Der letztere überbrückt den Mittelteil des Bügelendes nicht frei, sondern bildet nur einen Wulst auf demselben. Angelehnt gegen diesen Wulst liegt der gekrümmte Handhabenteil des Ankers, der dadurch seine zur Oberhaut schräge Lage erhält. Fig. 13, Taf. 20 illustriert dieses Verhalten und zeigt ferner, wie der untere Bogen des Ankerschaftes wie ein Gelenkkopf wirkt (gegen Bügel und Bügelende als Gleitflächen), wenn der Anker in der von ÖSTERGREN so trefflich geschilderten Weise (1897, p. 151) der Platte genähert oder von ihr entfernt wird. Dieselbe Abbildung zeigt ferner, daß der Bügel



seitliche Erhebungen trägt, die wahrscheinlich eine Verlagerung des Ankerhandgriffes verhindern sollen.

Vom Anker selbst mag außer der größern Länge der Arme und ihrer Lage zum Schaft, die bei den entsprechenden Gebilden der *L. inhaerens* eine etwas andere ist, erwähnt werden, daß die Arme bei meinen Exemplaren sehr selten glatt sind, aber auch kaum jemals mehr als (die nach ÖSTERGREN geringe Zahl von) 4—6 Widerhaken zeigen. An der konvexen Mitte des Ankerbogens fehlte meinen (verhältnismäßig kleinen) Tieren eine Zähnelung.

ÖSTERGREN's Angaben über die übrigen Kalkkörperformen unseres Tieres kann ich vollkommen bestätigen. Taf. 20, Fig. 14 u. 15 gibt eine Abbildung der häufiger gefundenen Typen bei 460facher Vergrößerung. In den Fühlerspitzen und den Fingern findet man mehr oder weniger gebogene und an den Enden zuweilen gespaltene oder angeschwollene Stützstäbe. Je mehr man der Basis der Fühler nahe kommt, um so häufiger werden die stärker gekrümmten C-förmigen Körperchen. Durch Verwachsung der Enden dieser Teilchen entstehen nicht selten Oförmige Teilchen, und diese letzte Form findet sich (neben den andern) besonders häufig in den Längsmuskeln der Körperwand.

Auch in bezug auf die äußern anatomischen Verhältnisse besteht eine so gute Übereinstimmung mit den Angaben des Autors der Art, daß ich mich ganz kurz fassen kann: die Länge meiner Exemplare war verhältnismäßig gering, das größte mag ausgestreckt ungefähr 12 cm lang und 5—7 mm dick gewesen sein. Die Zahl der Fühler beträgt (wie die der Kalkringglieder) 12; jeder Interradius trägt 2, nur die seitlichen dorsalen Interradien weisen (wie gewöhnlich bei 12 Fühler tragenden Synaptiden) je 3 Tentakel auf. Die Zahl der Nebenäste der Fühler beträgt im Durchschnitt ungefähr 8 an jeder Seite. Eine Größenzunahme der aufeinanderfolgenden Finger nach der Spitze zu ist auch bei meinen Exemplaren nicht vorhanden. Die Fühler sind weniger stark pigmentiert als der übrige Körper, der von einer ziemlich intensiven, rosa bis roten Farbe ist. Das Pigment liegt in besondern Pigmentzellen, ähnlich etwa wie bei *Rhabdomolys ruber*, nur scheinen diese Zellen bei *L. bergensis* weniger verzweigt zu sein.

#### Anatomisches.

Neben den oben berührten Eigentümlichkeiten der Gitterplatten fesselten einige anatomische Tatsachen bei der Untersuchung der

*L. bergensis* mein Interesse. Die von ÖSTERGREN über den innern Bau gegebenen Daten konnte ich — soweit ich dieselben Gelegenheit fand nachzuprüfen — bestätigen, so daß ich gleich zu meinen neuen Befunden übergehe.

## 2. Die Sinnesknospen der Fühler.

Beachtenswert ist zunächst ein Unterschied im Bau der Sinnesknospen der Fühler, der gleich in die Augen springt, wenn man Schnitte durch die Fühler der *L. bergensis* mit solchen durch die Tentakel der *L. inhaerens* vergleicht. Bei beiden Arten stehen die Sinnesknospen in ziemlich beträchtlicher Zahl (bis 10 und mehr) auf der Innenseite der Fühler, während dieselben aber bei der neuern Art meist auf einem dünnen Stiel stehen und sich dementsprechend deutlich und oft ziemlich hoch über die Wand der Fühler erheben, sitzen sie bei *Leptosynapta inhaerens* tönnchenförmig mit breiter Basis auf oder liegen auf dem Gipfel einer kleinen Erhöhung, zu der das Fühlerepithel oft nur ganz allmählich ansteigt. L. CUÉNOT (1891, tab. 27) hat eine gute Abbildung eines Durchschnitts jener Organe der *S. inhaerens* gegeben; man braucht seine Figur nur mit meiner Zeichnung (Taf. 22, Fig. 1), die sich auf *L. bergensis* bezieht, zu vergleichen, um den großen Unterschied zu bemerken. Ich habe durch eigne Untersuchung dieser Organe bei *L. inhaerens* die Richtigkeit der CUÉNOT'schen Abbildung nachgeprüft und oft noch weniger über die Fühleroberfläche hervorragende Knospen gefunden als diejenigen, die in der Zeichnung des genannten französischen Forschers festgehalten sind (vgl. Taf. 22, Fig. 1 u. 2 und Taf. 22, Fig. 9).

Durch diese Tatsache wird die Verschiedenheit der von ÖSTERGREN aufgestellten neuen Art wiederum bestätigt, und zwar durch einen anatomischen, nicht auf den Vergleich der Kalkkörper gegründeten Unterschied.

Die Sinnesknospen bestehen bei *L. inhaerens*, *bergensis* und auch bei *Labidoplax digitata* (an HAMANN's Figur [1884] ist das nicht zu erkennen) aus einer Einsenkung des äußern Epithels, die eine mehr oder weniger tiefe Grube einschließt. Die Zellen dieser Einsenkung sind lang gestreckt und zeigen an ihrem freien Ende bei Eisenhämatoxylin-Färbung Basalkörner, denen lange, im Leben stetig bewegte Geißeln aufsitzen. An die geißeltragenden Zellen tritt von unten ein Nerv heran. Die Zellen des äußersten Randes der Grube haben keine Geißeln und wahrscheinlich auch nicht nervöse Funktion. Der Kern der geißeltragenden Zellen, der meist ganz basal liegt,

kann in einer mittlern Gruppe jener Zellen (durch seitlichen Druck?) nach oben verschoben sein. Diese mittlere Zellengruppe, die einen Teil oder alle geißeltragenden Zellen umfassen kann, grenzt sich dadurch zuweilen gegen die übrigen Zellen mehr oder weniger scharf ab (vgl. HAMANN's Figur [1884] und unsere Fig. 2, Taf. 22). Es ist mir aber zweifelhaft, ob es sich dabei um eine wirkliche Differenzierung handelt.

### 3. Über die eigenartige Lage der Geschlechtsöffnung bei *Leptosynapta bergensis* und *inhaerens*.

Die Durchmusterung von Querschnitten der Tentakelkrone brachte noch eine andere Überraschung. In einem der 12 Fühler bemerkte ich nämlich stets einen auf Querschnitten quergetroffenen Kanal, der von dem Fühlerkanal und auch von den Hohlräumen der Finger leicht zu unterscheiden war. Die Zellen seiner Wand bilden ein deutliches, kräftige Geißeln tragendes Cylinderepithel und unterscheiden sich dadurch scharf von den entsprechenden Zellen der Fühlerfingerkanäle; auch das Fehlen von Muskeln in der Wand jenes, wie gesagt, nur bei einem Fühler vorhandenen Kanals beweist deutlich, daß es sich in demselben um eine Bildung besonderer Natur handelt. Die Verfolgung durch Schnittserien ergab denn auch, daß dieses Rohr nicht vom Wassergefäßsystem ausgeht — auch nicht wie die Fühlerkanäle von einer Nervenschicht begleitet wird — sondern im Bindegewebe des betreffenden Fühlers von der Spitze bis zur Basis verläuft, dort in die Körperwand eintritt und sich hier weiter verfolgen läßt. Dicht hinter den Fühlern sieht man den Kanal auf Querschnitten in deutlich interradianaler Lage. Sein Durchschnitt zeigt an diesen Stellen eine außerordentliche Ähnlichkeit mit einer quergeschnittenen Statocyste. Die interradianale Lage und die kräftigen Geißeln des regelmäßigen Epithels brachten mich zuerst auf die Vermutung, daß es sich in diesem Kanal um eine Verlängerung des Ausführungsganges der Geschlechtsorgane handelte. In der Tat verläuft der Kanal im mittlern dorsalen Interradius der Körperwand und geht in den Genitalkanal über, der, wie bei den meisten Holothurien, von der Geschlechtsbasis her in das Epithel der Körperwand eintritt, nicht aber, wie bei den meisten Holothurien, dort direkt oder auf einer Genitalpapille nach außen mündet.

Der Fühler, in dem der so verlängerte Ausführungsgang der Geschlechtsorgane nach der Spitze zu weiter verläuft, ist einer der beiden der dorsalen Mittellinie am nächsten stehenden, und zwar



bei den von mir untersuchten Exemplaren der rechte Tentakel des dorsalen Interradius. Da der Genitalkanal in der Nähe der Körperwand genau in der dorsalen Mittellinie verläuft, so wird es verständlich, daß er sich an der linken, jener Mittellinie zugekehrten Seite des genannten Fühlers findet (Fig. 3 u. 4, Taf. 22). Erst am äußersten Ende des Fühlers, in gleicher Höhe ungefähr mit der Ursprungsstelle der letzten seitlichen Finger, wendet sich der Kanal mit kurzer Querwendung dem Epithel zu. Die Geschlechtsöffnung der *Leptosynapta bergensis* liegt also unweit der Spitze des rechten, der dorsalen Mittellinie benachbarten Fühlers.

Ich war zunächst der Ansicht, daß in dieser eigentümlichen, bei Holothurien nie beobachteten Lage der Geschlechtsöffnung bei *L. bergensis* wiederum ein anatomisches Unterscheidungsmerkmal gegenüber *L. inhaerens* gegeben wäre. Gerade diese so häufige und lang bekannte Art mußte ich in bezug auf die Lage der Geschlechtsöffnung für normal halten, weil ich nicht annehmen konnte, daß ähnliche Verhältnisse wie bei der neuern Art bei der so oft untersuchten Form den Beobachtern entgangen war. Zumal hätten mich CUÉNOT's mit modernen Mitteln ausgeführten Untersuchungen, in denen die Geschlechtsöffnung hinter den Fühlern in der Körperwand, d. h. als ganz normal liegend, angegeben wird (cf. 1891, tab. 28, fig. 52), nahezu verleitet, auf eine Nachprüfung bei *Leptosynapta inhaerens* zu verzichten.

Eigne Untersuchungen über diese Art belehrten mich aber bald, daß auch sie die abweichende Lage der Geschlechtsöffnung aufweist. Genau wie bei *L. bergensis* wendet sich auch bei der gemeinsamen Art O. F. MÜLLER's der Ausführungsgang der Geschlechtsorgane in die Körperwand hinter dem Kalkring und steigt von dort in die Bindegewebssubstanz des rechten der beiden dorsalsten Tentakel, an dessen linker Seite er bis nahe zur Spitze hinaufläuft, um dort zu münden. Ich habe allerdings ein Exemplar gefunden, bei dem der Ausführungsgang an der rechten statt an der linken Seite jenes rechten dorsalen Fühlers verläuft. Dieses Verhalten hängt allerdings wohl damit zusammen, daß gerade bei jenem Exemplar auch das dorsale Mesenterium aus seiner interradialen Lage vorn nach rechts bis zum rechten dorsalen Radius verschoben war (vgl. Taf. 23, Fig. 5, 6 u. 7, die nach diesem Exemplar gemacht sind).

Auch bei *L. inhaerens* verengert sich der Kanal nach vorn zu



beträchtlich. Er dürfte aber bei seiner Wanddicke und seiner Einlagerung in nachgebendes Bindegewebe sehr erweiterungsfähig sein.

In der kräftigen Bewimperung gleicht der Ausführungsgang bei *L. inhaerens* ebenfalls dem der *L. bergensis*. Er enthält aber — was an meinen Präparaten von *L. bergensis* nicht zu sehen war — auch zahlreiche Drüsenzellen von eiförmiger Gestalt, die sich in das Lumen des Kanals öffnen und in fixiertem Zustand einen hellen leicht schaumigen Inhalt besitzen (vgl. Taf. 22, Fig 9). Diese einzelligen Drüsen scheinen nur dicht vor dem Ende des Gonoducts zu fehlen. Ob sie durch ihr Secret das Hinausgleiten der Geschlechtsprodukte erleichtern oder wie sonstige Anhangsdrüsen einen andern Zweck erfüllen, steht dahin.

Bei Berücksichtigung der männlichen Geschlechtsprodukte läßt die geschilderte anatomische Eigentümlichkeit vielleicht eine interessante biologische Deutung zu. Sollte die Stellung der Geschlechtsöffnung auf einem der so lebhaft bewegten Fühler nicht den Zweck haben, den Samen in dem Meerwasser in möglichst günstiger Weise auszubreiten? Man erinnert sich hier der Bemerkung KOWALEVSKY's, daß bei *Cucumaria* der Samen, der aus der Geschlechtsöffnung austritt, von einem bauchständigen Fühler erfaßt und gleichsam ausgesät werde. Wenn die Genitalpapillen einiger Holothurien, wie berichtet wird, eine Muskelschicht besitzen (vgl. LUDWIG, 1889—1892, p. 193), so wäre es nicht unmöglich, daß auch die Genitalpapillen die Aufgabe hätten, den Samen durch Bewegungen im umgebenden Wasser zu verteilen.

Man könnte also sagen, daß bei *Leptosynapta bergensis* und *inhaerens* ein Fühler als Genitalpapille benutzt würde. Gleichzeitig repräsentiert diese eigentümliche Stellung der Geschlechtsöffnung einen extremen Fall der häufig zu beobachtenden Tendenz, diese Öffnung mehr und mehr dem vordern Körperende zu nähern. Bei den Elaspipoden ist die Genitalöffnung am meisten nach dem hintern Körperende verschoben, bei den Aspidochiroten und mehr noch bei den Molpadiden und den meisten Synaptiden rückt sie oralwärts dicht hinter den Fühlerkranz, um endlich bei fast allen Dendrochiroten sich noch weiter nach vorn zwischen die Fühler oder sogar auf die Mundscheibe zu drängen. Bei *Leptosynapta inhaerens* und *bergensis* endlich rückt sie über das vordere Körperende hinaus auf die Spitze eines der noch weiter nach vorn ragenden Fühler (vgl. BECHER, 1908).

#### 4. Der Kalkring.

Der Kalkring besteht bei *L. bergensis* aus 12 Stücken, von denen die 5 Radialstücke für die Radiärnerven durchlöchert sind. Entsprechend der Verteilung der 12 Fühler über die 5 Interradien besitzt auch der Kalkring zwischen je 2 Radialia immer 1 Interradiale, in den beiden dorsalen Interradien aber je 2 Interradialstücke. In Fig. 6, Taf. 22 habe ich versucht, ein möglichst exaktes Bild von einem Radiale und einem benachbarten Interradiale zu geben. Hinter dem Loch des Radialgliedes bemerkt man den primären Teil, der in seiner Gestalt noch an die Hantelform der Kalkringglieder erinnert, wie sie sich bei *Rhabdomolgus* und *Leptosynapta minuta* (s. BECHER, 1907, tab. 34, fig. 26 und diese Arbeit Taf. 22, Fig. 14) noch erhalten hat. Der später entstehende Teil des Radialstückes über dem Nervenloch zeigt in der Mitte eine kleine Spitze; zwischen dieser und der entsprechenden Spitze des benachbarten Interradialgliedes sitzt ein Fühler dem Kalkring auf. In unserer Figur ist der Umriss eines Fühlers oder wenigstens seiner Basis mit eingezeichnet, so daß deutlich wird, wie über der Berührungsstelle die Kalkringglieder einen Sattel bilden und ihrer Stützfunktion für die Tentakel angepaßt sind. Auch für die innere Aussackung der Fühler, die die Tentakelventile enthält, ist durch die Abschrägung der sich zugewandten Seitenflächen der Kalkringstücke eine Bucht geschaffen. Überhaupt sind die Flächen, mit denen jedes Kalkringglied mit seinen Nachbarn in Berührung steht, nicht genau parallel, sondern so gerichtet, daß sie nach dem Mittelpunkt des Ringes hin konvergieren. Man vergleiche noch die Querschnitte durch die Mitte und durch das Ende eines Gliedes, die in Fig. 16, Taf. 22 rechts bzw. links zu sehen sind.

Die Interradialstücke gleichen den Radialstücken außerordentlich; wenn auch eine Durchbrechung wie bei den Radialgliedern fehlt, so sind sie doch an der entsprechenden Stelle außerordentlich dünn und durchscheinend.

Die Oberfläche der Kalkringglieder wird von dem gewöhnlich gleichmäßig maschigen Kalkgewebe gebildet.

#### 5. Pulsierende Peritonealsäckchen (Kontraktile Rosetten).

Wie sich der Fühlerhohlraum nach innen in die Ventilsäcke fortsetzt, so ragt er an der Außenseite des Kalkringes in jenen Blindsäcken noch etwas nach hinten, die man mit Recht als rudi-

mentäre Fühlerampullen ansieht. In der dem Kalkring nicht zugekehrten Wand sind diese Verlängerungen der Tentakelhohlräume stark muskulös. An der Außenseite hängen jene Anlagen der Fühlerampullen in schmalen Räumen der Leibeshöle, die zwischen Kalkring und Körperwand bis an die Stelle nach vorn reichen, wo die Fühler mit der Haut in enge Verbindung treten.

Auf dem Cölomepithel dieser Räume gelang es mir, bei *Leptosynapta bergensis*, *L. inhaerens* wie auch bei *Labidoplax digitata* das Vorkommen zahlreicher kontraktile Rosetten festzustellen. Diese eigentümlichen Organe stehen hier also an derselben Stelle, an der ich sie bei *Rhabdomolgus ruber* auffand. Daß die Rosetten keine feinen Öffnungen der Körperwand darstellen, geht auf das deutlichste daraus hervor, daß sie bei *Leptosynapta bergensis* besonders gern an der dem Kalkring und den Fühlerblindsäcken zugewandten Blatt des Leibeshöhlenepithels sitzen. Zu genauern histologischen Untersuchungen war mein Material der genannten Art nicht geeignet. Gleichwohl will ich an dieser Stelle eine Ansicht zurückweisen, die H. L. CLARK in seiner kürzlich erschienenen Monographie der apoden Holothurien über die Identität der kontraktile Rosetten mit epidermoidalen Bildungen ausspricht (1907, p. 48 u. 61), die jener Forscher bei *Synaptula hydriformis* (*Synapta viripara*) als larvale Ernährungsorgane beschrieben hatte (1898, p. 66—67 u. 79, ferner fig. 17 u. 41—43). Die Schilderung und die Figuren des genannten Autors zeigen aufklarste, daß jene Organe der *Synaptula hydriformis* Einstülpungen der Epidermis sind und mit der Muskulatur offenbar in keiner nähern Beziehung stehen, was von den kontraktile Rosetten ihrer Beweglichkeit wegen, die ich auch an lebenden Exemplaren von *L. bergensis* beobachtet habe, von vornherein vorausgesetzt werden mußte. Meine genaueren Untersuchungen (BECHER, 1907, p. 633 bis 638 u. tab. 33, fig. 15—18) haben dann dargetan, daß die Rosetten Bildungen des Cölomepithels und seiner Muskellage sind, so daß an eine Identität mit den von CLARK beschriebenen und, wie es scheint, wenig verbreiteten Organen nicht gedacht werden kann. Auch die oben angegebene Tatsache, daß die kontraktile Rosetten häufig gar nicht an der Körperwand sitzen, dürfte allein schon genügen, um die Verschiedenheit von jenen drüsenartigen Ernährungsorganen darzutun, die zudem in ihrem Auftreten auf Jugendstadien beschränkt zu sein scheinen.

Die Auffindung der pulsierenden Peritonealsäckchen bei *Leptosynapta bergensis* wie auch bei ausgewachsenen Exemplaren unserer



bekanntesten und meist untersuchten Synaptiden: *L. inhaerens* und *Labidoplax digitata*, bestärkt mich in der früher ausgesprochenen Vermutung (BECHER, 1906, p. 509), daß diesen Organen bei den Apoden eine weite Verbreitung zukommt, und bestätigt die Feststellung, daß dieselben durchaus keine Larvenorgane sind.

#### 6. Statocysten.

Über die Statocysten von *Leptosynapta bergensis* habe ich an anderer Stelle (BECHER, 1909) genauer berichtet. Dieselben sind deshalb von besonderem Interesse, weil in ihnen eine Differenzierung der Inhaltskörper eingetreten ist und neben zahlreichen kleinen immer noch eine viel größere Inhaltzelle vorkommt. An dieser Stelle interessiert uns dieser Befund nur deshalb, weil er erstens zeigt, daß die Befunde H. L. CLARK'S (1899, p. 28) bei *Leptosynapta roseola*, *inhaerens* und (nach 1898, p. 78) auch *Synaptula hydriformis*, nach denen in jeder Statocyste immer nur ein Inhaltskorn vorkommt, keiner Verallgemeinerung fähig sind. Ferner sind unsere an der angeführten Stelle mitgeteilten Beobachtungen aus dem Grunde hier zu erwähnen, weil sie ein neues Unterscheidungsmerkmal gegenüber *L. inhaerens* an die Hand geben. Bei dieser letzten Art ist nämlich gewöhnlich nur ein Inhaltskörper vorhanden. Ich kann diese Behauptung von CLARK bekräftigen (vgl. meine Abbildung 1906, p. 508), muß allerdings hervorheben, daß ich bei alten Tieren gelegentlich auf Schnitten auch 2 Statolithen sah. Trotzdem ist das Unterscheidungsmerkmal nach meiner Erfahrung ein völlig scharfes. Freilich hat CUÉNOT (1891, p. 499) für die statischen Organe der *Synapta inhaerens* zahlreiche Inhaltzellen angegeben, aber ich kann daraus nur den Schluß ziehen, daß er eine andere Form als die echte *inhaerens* untersucht hat. Darauf weist auch — wenn der genannte Autor richtig beobachtet haben sollte — jene oben erwähnte, für *L. inhaerens* unrichtige Angabe über die Lage der Geschlechtsöffnung hin.

#### 7. Tastpapillen.

Die Tastpapillen der Synaptiden sind von QUATREFAGES (1842) entdeckt, von SEMPER (1868), HAMANN (1884), CUÉNOT (1891) und CLARK (1898) näher beschrieben worden. Sie bestehen aus einem meist etwas über die übrige Körperfläche vorgewölbten Stück des äußern Epithels, das in besonderer Weise umgebildet ist, und einem Nerven, der dasselbe mit dem nächsten Radiärnerven ver-



bindet. Dieser Nerv weist einige Kerne auf, trägt also ganglionären Charakter. Bei den meisten Formen schwillt derselbe aber unter der Tastpapille noch zu einem besondern Ganglion an, das mit dem Epithel mehr oder weniger eng verbunden ist. Cuénot (1891) hat (p. 508 u. 509 und tab. 24, fig. 5) die Sache so dargestellt, als ob von dem Ganglion noch ein besonderer Nerv zu der Papille abginge. Dagegen hat er die Verbindung der Papillen mit den Radiärnerven nicht erwähnt. Diese Verbindung ist aber (wenn auch bei einigen Papillen mittelbar) immer vorhanden und schon von SEMPER treffend beschrieben worden. Es läßt sich das besonders an jungen Tieren schön nachweisen, bei denen man auf Schnitten öfters sieht, wie ein aus dem Radiärnerven austretender Nerv sich teilt und verschiedene Papillen versorgt. Bei jungen Exemplaren ist die Sache also ganz ähnlich, wie ich es von *Rhabdomolgus ruber* beschrieben habe (vgl. 1907, tab. 34, fig. 28). Nur fehlt bei dieser einfachen Form, die jederseits von den Radien nur eine Reihe von Tastpapillen besitzt, die Verzweigung der Nerven, die bei den größern Synaptiden durch die große Zahl der über den ganzen Körper verteilten Papillen gefordert wird. Auch die Schilderung Cuénot's, die von dem Ganglion noch einen besondern Nerv zu der Papille treten läßt, trifft für *Leptosynapta inhaerens*, die doch auch dieser Autor untersucht haben will, nicht zu. Ich beobachte vielmehr, daß von dem Ganglion nicht mehr ein großer Nervenstrang, sondern eine Unzahl einzelner aufgelöster Fasern ausgehen und sich einzeln mit den betreffenden Elementen der Papille verbinden.

Die Zellenelemente der Papille sind nun zahlreiche Sinneszellen und einzellige Drüsen. Die Sinneszellen liegen in der Mitte der Papille dichter zusammen, sind aber nicht ausschließlich dort zu einer Knospe verbunden, wie nach Cuénot's Angaben zu erwarten ist. Es liegen vielmehr auch eine ganze Zahl langgestreckte Sinneszellen mehr nach außen zwischen den dort vorwiegenden einzelligen Drüsen. Diese letztern sind flaschenförmig; ihr gerundeter Körper besitzt einen langen dünnen Ausführungsgang (cf. Taf. 22, Fig. 10 u. 11). Dieser Ausführungsgang ist meist auf Schnitten nicht leicht zu erkennen, wird aber sehr deutlich sichtbar, wenn er mit Secret gefüllt ist. Das Secret der Tastpapillendrüsen färbt sich nämlich mit Thionin (rot), Dahlia, Methylgrün und schwächer auch mit Hämatoxylin und Säurefuchsin; man trifft dasselbe nur selten im Drüsenkörper selbst, wenigstens ist derselbe niemals mit der färbaren Substanz völlig ausgefüllt. Wenn der Ausführungsgang allein

das färbbare Secret enthält, entsteht oft der Anschein, als wenn derselbe eine besondere Drüsenzelle für sich bildete. Ob das Drüsensecret beim Abtöten der Tiere ausgepreßt wurde und deshalb vorwiegend in den Ausführungsgängen und ihren Mündungen angetroffen wird, oder ob das Excret beim Eintreten in den Ausführungsgang durch die Berührung mit der Luft oder aus andern Gründen eine Veränderung erleidet, die es für die Aufnahme der genannten Farbstoffe geeigneter macht, vermag ich nicht zu entscheiden.

In seiner Färbbarkeit gleicht das Secret mehr den Klebdrüsen der Tentakel von *Rhabdomolgus* als den entsprechenden Tastpapillendrüsen dieses Tieres (cf. BECHER, 1907). Obwohl das Plasma in den Tastpapillendrüsen der *Leptosynapta inhaerens* zu einem Wandbelag zurückgetreten zu sein scheint, der am Grunde der Zelle den Kern trägt, glaube ich nicht, daß diese Zellen den „Becherzellen“ HAMANN's entsprechen. Den „Schlauchdrüsen“ der übrigen Körperoberfläche werden die in Rede stehenden einzelligen Drüsen von CUÉNOT gleichgesetzt, ob mit Recht, ist mir fraglich, obwohl ich nicht bestreiten will, daß die Tastpapillendrüsen aus solchen hervorgegangen sind. Die Schlauchdrüsen der Haut sind aber sowohl bei *L. inhaerens* wie bei *L. bergensis* viel größer als die flaschenförmigen Drüsen der Papillen; die erstern haben ferner einen breitem Ausführungsgang, zuweilen mehrere Kerne und einen im konservierten Zustande sich anders färbenden, gerinnselartigen Inhalt (vgl. Taf. 22, Fig. 12).

Das Wichtigste, was wir der Kenntnis der Tastpapillen beifügen können, ist aber, daß die Drüsenzellen einen dünnen basalen Fortsatz haben, der sich durch seine Verbindung mit dem Ganglion als Nervenfortsatz zu erkennen gibt (Taf. 22, Fig. 10 u. 11). CUÉNOT hat diesen Fortsatz übersehen. Die Verbindung der Drüsen der Tastpapille mit dem Ganglion läßt aber die Funktion des letztern erst recht erkennen und fördert das physiologische Verständnis der Tastpapille überhaupt. Das Ganglion ist offenbar dazu da, um die von den Sinneszellen wahrgenommenen Reize sofort, ohne Mitwirkung der Hauptnervenzämme, den Drüsenzellen zu übermitteln und sie sofort reflektorisch zur Abgabe ihres Secrets zu veranlassen. Bedenken wir ferner, daß jede Tastpapille mit den benachbarten Tastpapillen und auch andern Hautpartien durch direkte Nervenstränge (die ebenfalls Kerne aufweisen) verbunden ist, so wird deutlich, daß, wenn nur eine Tastpapille gereizt wird, dennoch eine secretorische Reaktion bei allen benachbarten reflek-

torisch (ohne Beanspruchung der Hauptzentren) induziert werden kann. Ob das Secret schleimiger Natur ist und dazu dient, den Körper zur Erleichterung der Fortbewegung gleitfähiger zu machen, oder ob dasselbe durch ätzende Wirkung, widerlichen Geschmack oder dergleichen Schutz gegen Angreifer gewährt (QUATREFAGES, CUÉNOT), kann mit Sicherheit nicht entschieden werden. Mir ist das letztere wahrscheinlicher, weil für eine Glättung des Körpers doch auch noch die übrigen Hautdrüsen in Betracht kommen und genügen dürften.

Jedenfalls haben die Tastpapillen eine doppelte physiologische Aufgabe. Sie sind einerseits „Tastpapillen“ und übermitteln dem Zentralnervensystem des Tieres als solche jederseits eine große Zahl von Eindrücken, die für die Koordination der Bewegungen des Gesamtkörpers mit in Betracht kommen. Für die Übertragung der Reize auf das Zentralnervensystem dient der Tastpapillennerv, der die Papillen mit den Radialnervenzweigen verbindet.

Andrerseits sind die Tastpapillen nicht nur Aufnahmeapparate: Receptoren, sondern auch „Reactoren“, und als solche funktionieren sie wahrscheinlich meist unabhängig von den Zentralteilen, indem ihre (Schutz-)Secretion direkt ausgelöst wird von den Reizen, die durch die Sinneszellen auf die Tastpapillenganglien und von diesen durch den Nervenfortsatz auf die Drüsen übertragen werden.

Daß die die Tastpapillenganglien verbindenden Nervenstränge sich aus dem subepithelialen Nervenplexus differenziert haben, der auch bei den von uns untersuchten Arten die freien Sinneszellen des Körperepithels verbindet, bedarf kaum der Erwähnung.

Unsern Darlegungen über die Tastpapillen liegen Beobachtungen an *L. inhaerens* zugrunde. Bei *L. bergensis* liegen ganz entsprechende histologische Verhältnisse vor. Bei unsern Exemplaren der ersten Art war die Haut besser konserviert und die Wahrnehmung der Gewebedetails leichter; wesentliche Unterschiede haben wir aber bei der neuen Art nicht nachweisen können.

## 8. Der Anfangsdarm, Schlundnerven usw.

Der Anfangsdarm wird durch 24 Schlunddilatoren mit dem Kalkring verbunden. Wie bei *Trochostoma thomsonii* (*Molpadia oolitica* [POURTALES]) und *Labidoplax digitata* ist bei *Leptosynapta bergensis* eine vollständig regelmäßige Anordnung dieser muskulösen Blätter vorhanden. Wie bei *Labidoplax digitata* schließen immer je 2 derselben einen Fühlerkanal ein und setzen sich an beiden



Seiten eines Fühlerventils an den Kalkring an (s. Taf. 22, Fig. 7). Histologisch betrachtet bestehen diese Schlunddilatoren aus einer mittlern Bindegewebslage und einer sie umhüllenden Schicht von Muskelfasern und Cölomepithel. In der Bindegewebschicht trifft man zahlreiche Wanderzellen, die mit vielen durch Bindegewebsfarbstoffe färbbaren Körnern beladen sind. Die Muskelfasern scheinen mit der Ringmuskelschicht in Verbindung zu stehen. Jedenfalls kann man die seitlichen Grenzlinien eines quergeschnittenen Schlundöffners immer durch die äußere Bindegewebs- und Muskelschicht bis zur innern Ringmuskellage hindurch verfolgen.

Auf das äußere Epithel des Vorderarmes folgt eine undeutliche äußere Bindegewebslage, hierauf die Längsmuskelschicht, deren Fasern in getrennten Bündeln zusammenliegen, und sodann die kräftige Ringmuskellage (s. Taf. 22, Fig. 8). *Leptosynapta bergensis* besitzt also die „ungewöhnliche“<sup>1)</sup> Anordnung: Längsmuskeln außen, Ringmuskeln innen, die sich auch bei *Labidoplax digitata*, *Rhabdomolgus ruber* und andern Arten vorfindet (*Polycheira rufescens* [BRANDT] und *Synaptula nigra* [SEMPER] (*orsinii* LUDWIG); vgl. LUDWIG, 1889—1892, p. 153). Gegenüber diesem Verhalten der Muskelschichten der *L. bergensis* ist zu erwähnen, daß *L. inhaerens* nach QUATREFAGES (1842) die bei dendrochiroten Molpadiiden und Dendrochiroten gewöhnliche Anordnung: Ringmuskelfasern außen von den Längsmuskelfasern, aufweist. Diese Angabe von QUATREFAGES ist aber falsch, trifft wenigstens für die echte *L. inhaerens* nicht zu, denn ich sehe an eignen Schnitten durch den Vorderdarm dieser Art, daß die histologische Struktur desselben, wie in fast allen übrigen, so auch in diesem Punkte mit den Befunden an *L. bergensis* übereinstimmt. Dagegen ist bei meinen Exemplaren eine stärkere Ausbildung der Ringmuscularis bei der letztgenannten Art festzustellen.

Nach innen von der Ringmuscularis folgt dann dieser eng anliegend eine zusammenhängende (im ganzen also hohlzylinderförmige) Nervenschicht (Fig. 8, Taf. 22). Diese Schicht dient offenbar zur Innervierung der Muskulatur, entsendet gleichzeitig aber auch Zweige

---

1) Ich werde durch meine Untersuchungen immer mehr in der Meinung bestärkt, daß diese Anordnung nicht ungewöhnlich, sondern sehr häufig ist. Überhaupt habe ich gefunden, daß auch an andern Stellen (Geschlechtsorgane, Körperwand) die Anordnung der Muskulatur immer (d. h. in den von mir geprüften Fällen) so ist, daß die Längsmuskelfasern direkt dem Cölomepithel anliegen.



mit eingeschalteten Ganglienzellen zu dem innern Epithel (vgl. die oben angegebene Abbildung). Die Angaben der verschiedenen Autoren über die Nerven des Verdauungsrohres lauten außerordentlich verschieden. So scheint nicht einmal festzustehen, ob bei einigen Holothuriern nur ein Schlundnerv oder, wie nach den meisten Angaben wahrscheinlich ist, immer eine ganze Reihe Nerven in den Anfangsdarm verlaufen. Sicher ist, daß bei *L. bergensis* im Vorderdarm nicht von einem oder einer Reihe Darmnerven die Rede sein kann, sondern daß dieselben eine deutliche ringförmige, der Ringmuskelschicht an Dicke kaum nachstehende ringförmige Gewebsschicht bildet. Verfolgt man diese Schicht weiter nach hinten, so sieht man allerdings, wie dieselbe durch eindringende Wände von Bindegewebe in zahlreiche einzelne Stränge zerlegt wird. Ganz Entsprechendes gilt von den Darmnerven der *L. inhaerens* und von *Labidoplax digitata*. Auch dort finden wir vorn eine hohlzylindrische Nervenlage, die sich nach hinten in einzelne Bänder auflöst. Ich vermag nicht zu entscheiden, ob HAMANN (1884, p. 11) diese Stränge meint, wenn er von einer Zerlegung des Ösophagealnerven in Kästchen spricht. Da in diesen einzelnen Strängen häufig Kerne anzutreffen sind, so sehen dieselben auf dem Querschnitt einzelnen Zellen mit vacuolisiertem Plasma sehr ähnlich. Dieses wabige, netzförmige Aussehen der Darmnervenlage scheint mir jedoch durch die z. T. verklebten oder bei der Fixierung veränderten Nervenfasern hervorgerufen zu werden. Verfolgt man den hohlzylindrischen Darmnerven bis zur Mundöffnung, so erkennt man, daß sich derselbe dort in eine flache Lage ausbreitet, die der Ringmuskelschicht der Mundscheibe aufliegt und an ihrem Rande mit dem Ringnerven verschmilzt, doch so, daß die Verbindung der Nervenlage der Mundschicht mit dem Nervenring an dessen Unterseite stattfindet. Vgl. dazu und zu dem Vorhergehenden den halbschematischen Längsschnitt durch das Nervensystem (Tab. 22, Fig. 16).

Nach innen von dieser Nervenlage folgt die im Vorderdarm stark ausgebildete innere Bindegewebsschicht und endlich das wohl definierte innere Epithel, das zahlreiche größere schlauchförmige Drüsenzellen aufweist, die sich mit den Farbstoffen, die die Bindegewebsgrundsubstanz färben (Thionin rot, Dahlia usw.), sehr stark hervorheben lassen (vgl. BECHER, 1907, p. 614). Die Epithelzellen sitzen zwar nicht einer Basalmembran auf und ragen in das Bindegewebe verschieden weit hinein, indessen ist das Innenepithel als

ganzes hier im Vorderdarm doch bedeutend besser abgesetzt als in den folgenden Darmabschnitten.

### 9. Die Körperwand in den Radien.

In dem Außenepithel der Körperwand fallen die außerordentlich großen, dick aufgetriebenen Schlauchdrüsen (Taf. 22, Fig. 12) und die über den ganzen Körper einschließlich der Tentakel verteilten Tastpapillen auf.

Über dem Radiärnerven ist ein wenig deutlicher Epineuralkanal vorhanden, dessen Wände zuweilen einen flachen Epithelkern aufweisen. Ob jedoch eine vollständige Auskleidung mit einem Plattenepithel vorhanden ist, wie es das HÉROUARD'sche Schema erwarten ließe, ist mir zweifelhaft. Der Radiärnervenzweig zerfällt in der gewöhnlichen Weise in ein äußeres und inneres Nervenband. Sein Querschnitt gleicht sehr der von HAMANN (1884, tab. 2, fig. 18) gegebenen Abbildung. Die SEMON'schen Zellsäulen treten kaum hervor. Das äußere Nervenband zeigt viele durch Eisenhämatoxylin stark schwärzbare Stützfasern. Im innern Band sind die Stützfasern bedeutend dünner und scheinen auch nicht alle senkrecht zu der (Kerne aufweisenden) Scheidewand des Nervenstammes zu verlaufen. Unterhalb (das heißt nach innen) vom innern Nervenband folgt der besser ausgebildete und, wie es scheint, von einem Epithel ausgekleidete Hyponeuralkanal. Eine Reihe der Stützfasern des innern Nervenbandes scheinen nun in der Längswand dieses Kanals zu verlaufen. Auch die der Muskelschicht zugekehrte Wand jenes Kanals führt ähnliche durch Eisenhämatoxylin schwärzbare längsverlaufende Fibrillen. Diese Fibrillen hielt ich zunächst für Muskelfäden, indem ich annahm, daß sich auch bei *Leptosynapta bergensis* wie bei *Rhabdomolgus ruber* (s. BECHER, 1907, p. 651) feine Muskelfäden als Rudimente der in der Jugend angelegten Radiärkanäle erhalten hätten. Bei genauerer Untersuchung wurde mir jedoch die obige Deutung dieser Fasern wahrscheinlicher. Es wäre auch merkwürdig, wenn sich bei einer so großen, seit der Jugend also außerordentlich gestreckten Form die wenigen Längsfasern der kurzen obliterierenden Radiärkanäle mit derselben Deutlichkeit und in größerer Zahl erhalten hätten als bei dem kleinen wenig gestreckten *Rhabdomolgus ruber*. Trotzdem ist ja nicht ausgeschlossen, daß kleine Reste solcher Fasern auch bei der hier untersuchten Art an einzelnen Stellen übrig geblieben wären, und einige meiner Präparate scheinen dafür zu sprechen. Doch ist die Sache hier

naturgemäß nicht so deutlich wie bei *Rhabdomolgus*, bei dem man an gut gefärbten Schnitten jene interessanten Rudimente stets nachweisen kann.

Die feinen Verbindungsstränge, die sich von einer Wand des Hyponeuralkanals zur gegenüberliegenden ziehen und die von HAMMANN (1884, p. 34) als Verbindungsstränge im Radiärkanal beschrieben und von CUÉNOT (1891, tab. 28, fig. 48) gezeichnet wurden, sind auch bei unserer Art wahrzunehmen.

Nach innen vom Hyponeuralkanal folgt dann die durchgehende Ringmuskelschicht und endlich die Längsfasern des Radialmuskels. Ganz vorn sind die Fasern des Radialmuskels in 2 Bündel getrennt, die sich gesondert an den Kalkring ansetzen (vgl. CLARK, 1898, tab. 15, fig. 94). Wie bei *Synaptula hydriformis* (l. c. fig. 96–98) zeigt der Querschnitt der Längsmuskeln (vorn) 2 seitliche Zipfel, die zuweilen mit dem Cölomepithel der Körperwand verwachsen. Die kräftigen Muskelfibrillen sind durch Bindegewebslamellen voneinander getrennt. Auf Querschnitten zeigen sich diese Lamellen — nach Färbung von Thionin oder Dahlia — als zierliches, engmaschiges Netz. In der Mitte der Ansatzfläche des Radialmuskels verlaufen nur sehr wenige Muskelfäden. Man kann diese Tatsache als Andeutung einer Längsteilung des Radialmuskels ansehen. Der größere, von der Ansatzstelle entfernt liegende Teil des Querschnitts läßt jedoch von einer solchen Anordnung nichts erkennen.

#### 10. Über den Genitalsinus bei *Synapta* und über die sonstigen Organe des dorsalen Mesenteriums.

Schon SEMPER hatte in seinem großen Holothurienwerke (1868, p. 106) bei einigen Aspidochiroten (*Stichopus variegatus*, *Holothuria tenuissima*, *coluber*, *gracilis*, *impatiens*, *Mülleria lecanora* einen Geschlechtssinus beobachtet. „Den Dendrochiroten scheint er ohne Ausnahme zu fehlen.“ Dieser Genitalsinus steht vorn mit dem Schlundsinus bzw. mit dessen Fortsetzung (SEMPER's Nebenschlundsinus) in Zusammenhang (vgl. SEMPER, fig. 2, tab. 32) und reicht von dort je nach der Lage der Geschlechtsorgane mehr oder weniger weit nach hinten. Er liegt als „bandartig platter“ „Wassersinus“ zwischen Darm und Ausführungsgang der Geschlechtsorgane und endet vorn (mit einem Gefäßnetz) in der Geschlechtsbasis(?) (s. l. c. fig. 2, tab. 32).

Nach SEMPER hat eigentlich erst Russo den eigentlichen Geschlechtssinus untersucht. Nun hatten aber vorher VOGT u. YUNG (1888)



von *Cucumaria planci* einen „problematischen Kanal“ beschrieben (p. 662), der von der Geschlechtsbasis schräg nach vorn dem Ösophagus zu laufen und an beiden Enden blind geschlossen sein sollte. (Er bildete die eine Grenze des von diesen Forschern als Mesoarium bezeichneten Teiles des dorsalen Mesenteriums.) HÉROUARD (1889) führte diese Entdeckung weiter, indem er beobachtete, daß der problematische Kanal vorn mit dem mesenterialen Darmgefäß kommuniziert (l. c., p. 654), sein anderes Ende aber nicht an der Geschlechtsbasis findet, sondern sich darüber hinaus fortsetzt (l. c., p. 646 u. 651) der Körperwand zuwendet und dort verschwindet. DELAGE u. HÉROUARD (1903, p. 301) halten diesen Kanal dementsprechend für eine Lacune, d. h. ein Blutgefäß. Nun hat Russo diesen problematischen Kanal der Cucumariiden mit dem Geschlechtssinus der Holothuriiden identifiziert (1897). Ob er damit recht hat, scheint mir zweifelhaft, solange nicht *Cucumaria* selbst auf diese Verhältnisse untersucht ist. Doch verdanken wir Russo (1897 u. 1902) alle weitere Aufklärung über den Genitalsinus. Nach Russo's Beobachtungen an *Holothuria helleri*, *poli* (vgl. auch 1907) und *forskali* (1902, p. 19 bis 22) entwickelt sich dieser Sinus als Ausstülpung und Abschnürung der Leibeshöhle in das dorsale Mesenterium. In der linken Wand des Sinus entwickelt sich die Genitallacune. Russo homologisiert den „problematischen Kanal“ d. h. den Genitalsinus nach seiner Entstehung und Lage mit dem aboralen Sinus (bzw. dessen 1. Anlage) der übrigen Echinodermen. Das Blutgefäß der Wand wird dementsprechend als „aborale Lacune“ bezeichnet. DELAGE u. HÉROUARD (1903, p. 290 Anm.) meinen dagegen, SEMPER's Geschlechtssinus entspräche dem Axialsinus anderer Echinodermen. Ich glaube aber, daß dieser Vergleich mit den vielen Vermutungen über das Homologon von ovoider Drüse und Axialorgan bei Holothuriiden in eine Reihe gehört. Ich glaube, daß ein solches Homologon nicht existiert bzw. frühzeitig verschwindet. Jedenfalls wird man, wenn man voraussetzt, daß die seit Buxy bekannte Ausbuchtung des jungen Steinkanal (die später verschwindet) dem Axialsinus entspricht, DELAGE u. HÉROUARD's Deutung nicht annehmen können und, dies vorausgesetzt, Russo's Homologisierungsversuch besser fundiert finden.

Wenn auch Russo mit Erfolg bemüht war, die Organisation des vordern Teiles des dorsalen Mesenteriums aufzuklären, so bleibt doch zu bedenken, daß unsere Kenntnisse über diese Organisation sich fast ganz auf die bei Holothuriiden gefundenen Verhältnisse stützten. Bei Cucumariiden (mit Ausnahme von *Phyllophorus urna*, vgl. POLARA,



1905<sub>2</sub>) sind diese Dinge noch mehr erdeutet als erforscht, über Molpadiiden fehlen alle Angaben in dieser Richtung, von allen Tiefseeholothuriern zu schweigen. Eine breitere Basis von Tatsachen ist aber durchaus erforderlich, wenn eine weitgehende Homologisierung Sinn haben und der Verdacht, es handelte sich um eine in ihrem Vorkommen beschränkte Neuerwerbung, ausgeschlossen werden soll. Nun hat schon POLARA (1903) im Anschluß an Russo's Untersuchungen den Versuch gemacht, bei Synaptiden den „aboralen Sinus“ aufzufinden. POLARA konnte aber an der Mittelmeerform der *L. inhaerens* keinen abgeschlossenen Sinus im Mesenterium nachweisen. Er gibt zwar an, daß die Blutlacune des Mesenteriums an einer Stelle einen halbmondförmigen Querschnitt hat; aber darauf kann man schwerlich viel Gewicht legen. POLARA wird also zu dem Schlusse gedrängt, daß bei *Synapta* in dieser Beziehung eine Reduktion stattgefunden hat. In der Tat mußte man eine Rückbildung annehmen, wenn man mit Russo's Deutung ein früheres allgemeines Vorkommen des aboralen Sinus stillschweigend voraussetzt. Schlicht gesagt geht aber aus POLARA's Mitteilung hervor, daß er einen abgeschlossenen wohldefinierten Genitalsinus bei den Synaptiden nicht auffinden konnte.

In Wahrheit liegen die Tatsachen aber günstiger für die Annahme, daß dem aboralen Sinus eine größere morphologische Bedeutung zukommt. Ich habe auch *Leptosynapta inhaerens*, freilich die echte nordische Form, untersucht und dabei Verhältnisse gefunden, die den Abbildungen, die Russo von Holothuriiden gegeben hat, sehr gut entsprechen. Ich habe dieselben Verhältnisse an kleinen und schlechter konservierten Exemplaren von *L. bergensis* ebenfalls wieder gefunden. Bei den mir vorliegenden Präparaten der letztgenannten Art waren diese Dinge aber sehr viel weniger deutlich, so daß sie auch mir wohl entgangen wären, wenn ich nicht durch die Serien von *L. inhaerens* darauf aufmerksam geworden wäre. Meine Schilderung bezieht sich daher auch im wesentlichen auf diese häufige Art.

Betrachten wir zunächst einen Querschnitt, auf dem der Geschlechtssinus in typischer Weise zu sehen ist (Taf. 23, Fig. 5 u. 11). Wir sehen das dorsale Mesenterium, seinen Ansatz an die Körperwand und in demselben den verbreiterten Teil des Geschlechtsausführungsganges: die Genitalbasis. Auf seinem weitem Verlaufe zum Ösophagus scheint es sich nun in 2 Lamellen zu spalten. Von diesen Lamellen ist die linke, d. h. diejenige, die bei Betrachtung der Holothurie (Kopf vorn) vom Rücken her links liegt, zu

einem Blutgefäß umgebildet. Dieses Blutgefäß wollen wir als „Lacune des Genitalsinus“ bezeichnen. Wir halten diesen Ausdruck für schärfer als die Ausdrücke: „Genitallacune“ oder „aborale Lacune“. Mit unserm Ausdrucke ist gesagt, daß diese Lacune zu dem Genitalsinus gehört. Dieser ist nämlich nichts anderes als der von den beiden erwähnten Lamellen eingeschlossene Hohlraum. Vergleichen wir eine der von uns gegebenen Abbildungen (Fig. 5 oder 11 auf Taf. 23) mit einer entsprechenden Abbildung des Genitalsinus von Aspidochiroten, z. B. Russo's fig. 50, tab. 3, so ist die Übereinstimmung der dargestellten Bildungen wohl nicht zu bezweifeln. In beiden Fällen ist die linke<sup>1)</sup> der beiden mesenterialen Lamellen zur Lacune umgebildet. Die rechte Lamelle ist wenig oder gar nicht lacunär, sie bewahrt den gewöhnlichen Charakter eines Mesenteriums und kann deshalb als Fortsetzung des Mesenteriums zwischen Genitalbasis und Ösophagus aufgefaßt werden. Die beiden Lamellen, die lacunäre und die mesenteriale, die den Genitalsinus einschließen, vereinigen sich wieder. Die Vermittlung bei dieser Vereinigung übernimmt entweder der zwischen Sinus und Darm gelegene Teil des Mesenteriums, oder aber bei Pedaten der Blutgefäßring. Ein eigentlicher gesonderter Blutgefäßring fehlt den Paractinopoden. Doch ist auch hier jener Teil des Mesenteriums gewöhnlich lacunenartig, was in unsern Figuren durch eine leichte Rotfärbung dieses Teiles angedeutet ist. Eine tiefgreifende morphologische Differenz liegt in diesem Unterschied nicht vor. Der Blutgefäßring der Pedaten bildet eine periösophageale Lacune, die man sich als eine ringförmige Verschmelzung der „Aufhängestränge“, die Ösophagus und Wassergefäßring verbinden, denken kann. Wahrscheinlich läßt sich dem Blutrings noch eine leichter faßliche morphologische Deutung geben. Wenn man nämlich annimmt, was die Entwicklungsgeschichte nahelegt, daß der periösophageale Teil der Leibeshöhle, also der „Schlundsinus“, eine selbständige Anlage ist (wahrscheinlich ein ringförmiger Auswuchs des linken Cöloms), so ist klar, daß dieser ringförmige von Peritonealepithel begrenzte Raum mit der obern Wand der größern Hauptteile des Cöloms eine mit Binde substanz-Mesenchym gefüllte ringförmige Wand bilden muß. Diese ringförmige

1) Russo, 1902, p. 19 und POLARA, 1903, p. 370 bezeichnen die von mir linke Seite genannte Hälfte des Tieres als die rechte und umgekehrt, offenbar, weil sie die Holothurie anders orientieren. Ein sachlicher Widerspruch liegt in den scheinbar entgegengesetzten Aussagen wohl nicht vor.

Wand würde die Bindegewebslage des Darmes mit der des Wassergefäßringes in Verbindung setzen müssen. In dieser Mesenchymlage bildet sich dann eine Lacune, die entweder dem Ringkanal oder aber dem Ösophagus genähert sein kann. Bei den pedaten Holothuriern ist der Blutgefäßring gewöhnlich in engerer Verbindung mit dem Darm. Bei Synaptiden dagegen liegt der Blutgefäßring, wenn man überhaupt von einem solchen reden darf, unmittelbar am Ringkanal, ja er ist nichts anderes als eine leicht lacunenartige Umbildung von dessen innerer oder hinterer Wand. Da nun die oben erwähnte ringförmige Scheidewand zwischen Wassergefäßring und Ösophagus bei den Holothuriern zahlreiche Durchbrechungen erfährt, so wird dadurch die ringförmige Blutlacune einmal zu einem Anhangsorgan des Darmes, ein anderes Mal zu einer bloßen Modifikation der Füllmasse zwischen äußerem und innerem Epithel des Ringkanales. Man kann sich also durch die Annahme, daß jene Durchbrechungen einmal zahlreicher in der Nähe des Ringkanals, in andern Fällen näher dem Schlund auftreten, jene scheinbar so große Differenz (die meist stillschweigend übergangen wird)<sup>1)</sup> erklären. Wenn somit CUÉNOT (1891) das Vorhandensein eines Blutgefäßringes bei Synaptiden leugnete, so war daran richtig, daß jene auffallende Bildung der Pedaten hier in der Tat nicht angetroffen wird. HAMANN'S (1884), CLARK'S (1898) und meine (1907, p. 621) Beobachtung einer feinen Lacune in der Wand des Wassergefäßringes bleibt natürlich dennoch zu Recht bestehen.

Die andere Lage des Blutgefäßringes bedingt auch die geänderte Beziehung zur Lacune des Geschlechtssinus. Ein prinzipieller Gegensatz besteht aber, wie gesagt, nicht, und das um so weniger, als auch, wie wir sehen werden, bei *Synapta* die Lacune des Genitalsinus mit dem Blutgefäßring kommuniziert.

Von dem Unterschied, der sich durch die Lage der Blutringlacune ergibt, abgesehen, ergibt also der Vergleich eines typischen Querschnitts durch das Mesenterium in der Höhe des Genitalsinus kaum einen Unterschied zwischen Synaptiden und Holothuriiden. Für die weitere Untersuchung, die durch die Auffindung dieses Genitalsinus und seiner Lacune bei Paractinopoden notwendig wurde, setzte ich mir nun die genaue Verfolgung jenes Hohlraums nach

1) Ich habe noch vor kurzem, 1908, p. 20 Anm. auf diesen Unterschied hingewiesen.



oben und nach unten zum Ziel. Weiterhin mußte der weitere Verlauf der zugehörigen Lacune aufgeklärt werden.

Nach der vorläufigen Orientierung an dem typischen Querschnitt beginnen wir daher jetzt vom Beginn des dorsalen Mesenteriums an jene Räume zu verfolgen. Das dorsale Mesenterium beginnt etwa in Höhe des Steinkanals. Meist setzt sich der der Körperwand ansitzende Teil desselben mit dem Ausführungsgang der Geschlechtsorgane sogar noch etwas weiter fort, nämlich bis zu dem Punkte, an dem der Gonoduct in die Körperwand übertritt. In der Höhe des Steinkanals wird das Mesenterium breiter, es verbindet die Körperwand mit dem Wassergefäßring (Taf. 23, Fig. 1 u. 8; Taf. 24, Fig. 18). Der Wassergefäßring wird nun selbst durch zahlreiche „Aufhängestränge“ mit dem Ösophagus verbunden. Wie bekannt, verbinden diese mit Peritonealepithel und anliegenden Muskelfasern versehenen Stränge (die man sich als Reste der Trennungswand des Schlundsinus denken möchte) das Bindegewebe des Ringkanals mit dem des Darmes. Obwohl dieselben kaum als eigentliche Lacunen bezeichnet werden können, bilden sie doch Straßen für die Wanderzellen und Blutzellen. Dagegen ähnelt das Bindegewebe des Wassergefäßringes an der innern Seite mit seiner Auflockerung schon mehr den Räumen, die den Namen Lacune verdienen. Wie bereits angedeutet, erweckt das Wort Blutgefäßring vielleicht bei Synaptiden übertriebene Vorstellungen von dieser ringförmigen Lacune: aber es ist aus den oben erörterten Gründen doch wohl ratsam, diese Bezeichnung beizubehalten.

Von den Aufhängesträngen verdienen nun diejenigen beiden unsere besondere Aufmerksamkeit, die vom Darm in etwas divergierender Richtung zu derjenigen Stelle des Ringkanals laufen, die der Ansatzstelle des Mesenteriums gegenüberliegt. Diese Verbindungsstränge zeigen zunächst kaum etwas Besonderes, es wird sich erst beim weitem Verfolgen derselben nach hinten zu ergeben, daß dieselben Lamellen darstellen, die in den abgebildeten Querschnitten quergetroffen sind. Oft haben übrigens auch die andern Aufhänge„stränge“, wenn auch weniger ausgeprägt, die Form solcher Lamellen. Die beiden Aufhängestränge, denen wir besonderes Interesse widmen wollen, treten gewöhnlich schon in Querschnitten auf, die etwa mitten durch den Ringkanal hindurch gehen (Taf. 23, Fig. 1). Zuweilen bemerkt man sie erst auf etwas spätern Schnitten; so treten sie in der Serie, von der die in Taf. 23, Fig. 8 u. 9 ab-



gebildeten Schnitte entnommen sind, erst am untern Rande des Ringkanals auf.

Zwischen den beiden Lamellen liegt dasjenige Stück des Ringkanals, in den der Steinkanal einmündet. Die Einmündungsstelle des letztern liegt nun bei *L. inhaerens* und *bergensis* genau wie bei *Rhabdomolgus* (BECHER, 1907, p. 639) an dem hintern innern, nicht wie bei *Labidoplax digitata* an dem äußern Rande des Wassergefäßringes. Das ist an Fig. 2, 8 u. 18 unserer Tafeln deutlich zu erkennen. Nun war mir bei *Rhabdomolgus* schon aufgefallen, daß an jener Stelle des Ringkanals, in der Nähe der Einmündungsstelle des Wassergefäßringes, der Charakter der Lacune im Ringkanal sich stärker ausprägt (1907, p. 621). Das mag damit zusammenhängen, daß hier das dorsale Darmblutgefäß sein äußerstes Ende findet und einmündet. Dementsprechend war denn auch bei *L. inhaerens* und *bergensis* hier der „Blutgefäßring“ etwas besser zu erkennen, was ich in Fig. 1 (Taf. 23) durch leichte Rotfärbung angedeutet habe.

Nun erkennt man an jener Stelle gerade dort, wo der Steinkanal mündet, also ziemlich am hintern Rande des Wassergefäßringes, wie sich von der Ringlacune eine Lacune abweigt, deren Querschnitt einen Bogen bildet, der sich um das letzte Ende des Steinkanals herumlegt. Das ist auf Fig. 8 (Taf. 23) und Fig. 18 (Taf. 24) schön zu erkennen.

Nun betrachten wir 2 Schnittbilder, auf denen nur noch das letzte Ende des Ringkanals (zufällig einmal rechts, im andern Falle auf der linken Seite) getroffen ist. Während der Ringkanal verschwindet, sehen wir in diesen Schnitten dreierlei bleiben, nämlich die beiden lamellenförmigen Aufhänge„stränge“ und die Lacune, die sich vom Blutgefäßring abgespalten hat (Fig. 2 u. 9). Diese 3 Teile treten nun in Verbindung, und die Lamellen schließen statt eines Teiles vom Ringkanal diese Lacune ein. In Fig. 3 (der im Folgenden immer gemeinten Tafeln 23 u. 24) ist an einer der Vereinigungsstellen von Lamelle und Lacune noch ein abgeschnittener kleiner Teil der Wand zu sehen. In der genannten Abbildung wie an dem in Fig. 9 abgebildeten Schnitt erkennt man den Bogen, den der Steinkanal von der Außenseite um den Hinterrand des Ringkanals herum macht, um zu seiner Einmündungsstelle am Innenrand zu gelangen. Der Steinkanal, der mit der Hauptmasse seiner Windungen (bei allen von mir untersuchten Arten) links vom dorsalen Mesenterium liegt (aber nach beiden Seiten des Mesen-

teriums ausmünden kann, Fig. 1 u. 8), hängt durch das ihn umhüllende Bindegewebe und das Peritonealepithel mit dem Mesenterium zusammen (Fig. 1, 2, 3, 8, 9, 18), bildet aber mit seinen vielen Windungen nach hinten eine Ausbuchtung in die Leibeshöhle. Man erkennt an unsern Figuren auch die verschiedene Höhe des Steinkanalepithels, die nach HAMANN's Hinweis (1884) von mehreren Forschern wiedergefunden wurde. Es scheint mir, daß das hohe Epithel immer an der Außenseite der Krümmungen des Steinkanals liegt (vgl. HAMANN 1884, LUDWIG 1889—1892, GEROULD 1896 und BECHER 1907, p. 641).

In den weiter analwärts gelegenen Schnitten Fig. 4 u. 10 sind nur noch die letzten vorspringenden Enden des Steinkanals getroffen. Betreffs der uns hier besonders interessierenden Verhältnisse sehen wir die Lacune noch immer etwas gebogen, entsprechend ihrer Umhüllung des Steinkanals an ihrem Ursprung. Wir sehen ferner, daß die linke der beiden Lamellen sich etwas verkürzt hat. Diese Verkürzung wird in Fig. 5 u. 11 noch auffallender, damit in Zusammenhang steht das Verschwinden der Biegung in der Lacune. Jetzt scheint der Lamelle rechts, die sich in die Richtung des Mesenteriums eingestellt hat, links die Lacune selbst zu entsprechen. Der Ansatz der beiden Lamellen an den Darm ist entweder ein unmittelbares oder durch einen Auswuchs der Bindegewebslage vermitteltes. Zuweilen sind 2 solche Auswüchse vorhanden, die sich dann unfern vom Darm wieder vereinigen und so kleine Lücken zwischen sich bilden können (Fig. 10).

In Fig. 5 u. 11 ist jede Spur vom Steinkanal geschwunden, und wir haben die typischen Querschnitte durch den „Geschlechtssinus“ vor uns, von denen wir oben ausgingen.

Wenn man nun rückblickend noch einmal verfolgt, was wir über den Ursprung der Lacune, über das Zusammentreten der Lamellen und über die Lageverhältnisse zu Ring- und Steinkanal gesagt haben, so wird man sich über das obere Ende der aboralen Sinus ein körperliches Bild machen können; man wird konstatieren können: daß der Geschlechtssinus an seinem vordern Rande vollständig ungeschlossen ist und dort mit der Leibeshöhle, speziell dem Schlundsinus, mit weiter Öffnung kommuniziert. Man wird fernerhin durch die Tatsachen zu der Vermutung gedrängt, daß die linksseitige Lage der Lacune wie auch des ganzen Geschlechtssinus zusammenhängt mit der linksseitigen Lage des Steinkanals. Da die Ebene des Mesenteriums rechts am

Steinkanal vorbeigeht, so ließe sich verstehen, weshalb gerade die rechtsliegende jener beiden Lamellen zur Fortsetzung des Mesenteriums wird, während Sinus und Lacune dadurch auf die linke Seite des so vervollständigten Mesenteriums gelangen. Wir dürfen aber gegenüber dieser Vermutung nicht vergessen, daß zumal bei Holothuriiden der Steinkanal häufig gerade etwas nach der rechten Seite von der genauen dorsalen Mittellinie zu liegen pflegt. Wenn also auch in diesen Fällen Sinus und Lacune links liegen, was aus andern Gründen wahrscheinlich ist, so kann die vermutete Beziehung zwischen Lage des Steinkanals und Lage von Lacune und Sinus nicht zutreffen.

Verfolgen wir nun den Genitalsinus und seine Lacune nach hinten zu. Eine Strecke lang bleibt das typische Bild (Fig. 5 u. 11) im wesentlichen erhalten; dann aber macht sich eine erhebliche Verkleinerung des Querschnitts des „aboralen Sinus“ bemerkbar. Dabei wird natürlich auch die Länge der Lacune (d. h. ihres Querschnittes) geringer, andererseits wird ihre Breite größer (Fig. 6 u. 12) ferner bemerkt man, daß das kurze Stück des Mesenteriums zwischen Genitalsinus und Darm (Fig. 5 u. 11) dicker wird und lacunären Charakter annimmt. Diese lacunäre Verdickung kann sich auch etwas auf die rechte Wand des Sinus ausdehnen (Fig. 6). Wir wollen sie einmal als Neben- oder akzessorische Lacune bezeichnen.

Etwas weiter nach rückwärts (besser analwärts) verschwindet dann der Sinus auf den Schnitten vollkommen; der Raum hat sich blind geschlossen (Fig. 7 u. 13). Die Lacune aber springt ihrem obigen Verlauf gemäß immer noch nach der linken Seite des Mesenteriums vor (Fig. 13). In den folgenden Schnitten findet nun eine Verschiebung statt, die leicht zu Unklarheiten führen könnte. Es verschiebt sich nämlich die Nebenlacune, die oben dem Darm näher lag als die Genitallacune zur Geschlechtsbasis hin. Dabei kommt sie einmal rechts von der Geschlechtslacune zu liegen und kommuniziert oft durch eine breite Öffnung mit ihr. Es ist das gerade dort, wo die Geschlechtsbasis die beiden Hauptstämme der Geschlechtsschläuche aufnimmt, also kurz hinter der Stelle, an der sich das Wimperepithel des Geschlechtsausführungsganges in das unregelmäßig in Falten vorspringende Keimepithel umwandelt (Fig. 7, 13 u. 14). Es entsteht dadurch zuweilen der Anschein, als wenn an dieser Stelle die Blutlacune bilateral symmetrisch nach beiden Seiten des Mesenteriums spränge. Nun hat POLARA (1903) an entsprechender Stelle, kurz hinter der Genitalbasis, bei jungen Tieren eine solche bilateral symmetrische



Ausbildung der Lacune gesehen. Er hat diese Bilateralität allerdings bei alten Exemplaren nicht wiedergefunden und das Auftreten derselben bei jungen Tieren als Rest der ursprünglichen Bilateral-symmetrie der Echinodermen gedeutet. Nach meinen Beobachtungen über das Zustandekommen dieser beiderseitigen Ausbuchtung, die gerade auf jene Stelle beschränkt ist, muß ich POLARA's Deutung für unbegründet erklären.

Meist läßt sich sogar noch deutlich die Verschiedenheit des linken und rechten Teiles jener bilateralen Lacune erkennen (z. B. an der histologischen Verschiedenheit). Wenn wir zum Beispiel einen der auf Fig. 13 folgenden Schnitte betrachten (Fig. 14), so ist daran die links vorspringende Genitallacune deutlich von der Nebenlacune zu unterscheiden. Hinter der Einmündung der Hauptstämme der Geschlechtsschläuche in die Genitalbasis, also dort, wo das Mesenterium frei wird von den Geschlechtsorganen, verstreicht dann die Nebenlacune mehr und mehr, während die Genitallacune ihre Unabhängigkeit dadurch beweist, daß sie hier allein in genau derselben Weise weiterbesteht und auf weiteren Schnitten nun unzweifelhaft zu erkennen gibt, daß sie nichts anderes ist als die obere Fortsetzung des mesenterialen Darmblutgefäßes (vgl. Fig. 14—17). Die akzessorische Lacune ist offenbar nur eine variable Aushilfsbildung, die durch ihren Verlauf vom Ösophagus zur Geschlechtsbasis andeutet, daß sie zur bessern Versorgung der Geschlechtsorgane dient.

Die konstante linksseitige Lage der mesenterialen Darm-lacune können wir zwar nicht erklären, aber wir können doch jetzt auf den Zusammenhang hinweisen, in dem diese Eigentümlichkeit zu der Lage der „Genitallacune“ steht. Die Lacune des Geschlechtssinus liegt an dessen linker Seite, und diese Lage wird bei der Fortsetzung beim mesenterialen Blutgefäß einfach beibehalten.

Nun müssen wir noch auf eine Eigentümlichkeit eingehen, die der Geschlechtsschlauch aufweist. Neben der Genitalbasis trifft man nämlich auf dem Querschnitt runde Höhlungen, die von demselben Wimperepithel ausgekleidet sind wie die Genitalbasis. Diese Hohlräume sind teils kugelförmig, teils mehr von Schlauchgestalt (Fig. 2—4); oft scheint es, als ob kugelförmige Hohlräume durch enge Löcher in Verbindung ständen. Diese Hohlräume kommunizieren, wie sich meist zeigen läßt, mit feiner Öffnung mit dem Lumen der Geschlechtsbasis. In den meisten Fällen findet man die in Rede stehenden Bildungen zwischen Geschlechtsbasis und Genitalsinus (cf. Fig. 2, 3, 4 u. 11), doch treten sie auch an der Seite der Ge-



schlechtsbasis auf, die der Körperwand zugewendet ist. Entsprechend der Kommunikation mit dem Lumen der Genitalbasis findet man gelegentlich in den Hohlräumen Spermatozoen.

Diese Beobachtungen haben eine gewisse Ähnlichkeit mit den Befunden, die POLARA (1905<sub>1</sub>) von *Holothuria tubulosa* und *poli* mitgeteilt hat. Bei diesen Arten sind jene Stränge von undifferenzierten Geschlechtszellen offenbar größer und ohne Beziehung zu dem eigentlichen Geschlechtsapparat. Deshalb sieht POLARA darin ein Analogon zu dem Genitalstrang der Asteriden und Ophiuriden und dem Dorsalorgan der Crinoiden, handelt es sich doch auch z. B. in diesem Organ der Crinoiden um eine selbständige neue Genitalanlage neben der primären mesenterialen Gonade.

Ich will unsern Untersuchungen über die mesenterialen Organe einige Angaben über ihre Histologie beifügen. Das Wimperepithel der Geschlechtsbasis, in das die Drüsenzellen des Ausführungsganges weit herabreichen, wurde bereits erwähnt. Das Cölomepithel ist flach und ohne Besonderheiten. Genau denselben Charakter weist das Epithel des Genitalsinus auf; es ist in unsern Figuren nur der Deutlichkeit zuliebe mit anderer Farbe angedeutet worden. Über die ungleiche Höhe des Steinkanalepithels war bereits die Rede. Die Zellen der dickern Seite tragen auch längere Wimpern, eine Cuticula ist hier (entgegen HAMANN's Meinung) nicht vorhanden; sie wird hier wie bei *Rhabdomolgus* durch die Reihe der Basalkörner vorgetauscht.

Die Muskulatur des gesamten Mesenteriums scheint nur aus Längsmuskelfasern zu bestehen, die nicht genau parallel laufen, sondern sich nicht selten überkreuzen. Sie finden sich an beiden Seiten der „Nebenlacune“, unter dem Cölomepithel der Genitallacune und auch im Genitalsinus. Sie liegen immer an der Grenze von Cölomepithel und Bindegewebe. Hinter der Geschlechtsbasis finden sich im dorsalen Mesenterium kräftige Muskelfasern auffälligerweise nur noch an der rechten Seite! Nur zwischen Lacune und Darm sehe ich auf beiden Seiten eine Muskellage. Die Geschlechtsschläuche haben eine doppelte Muskellage, eine dünne innere Ringmuskelschicht und äußere Lage aus stärkern Längsfasern.

In der Genitallacune und dem dorsalen Blutgefäß ist das Bindegewebe bis auf wenige Fasern geschwunden. Dagegen ist dasjenige, was wir als Nebenlacune bezeichnet haben, mit lockerer Binde-

substanz angefüllt, was wiederum zeigt, daß wir es darin mit Gebilden zu tun haben, die nur in dem Sinne als Blutlacune bezeichnet werden können wie etwa die Bindegewebsschicht der Körperwand oder des Ringkanals. Es sind das mehr Wanderzellenstraßen als Lacunen mit der eigentlichen Inhaltsflüssigkeit, wie sie sich in dem großen mesenterialen Darmgefäß findet.

Gegenüber dem Mesenterium, nicht nach einer Seite verschoben, verläuft das „ventrale“ oder besser „antimesenteriale“ Darmgefäß. Diese Lacune ist wie bei *Rhabdomolgus* mit sehr starken Längsmuskelfasern versehen und viel muskulöser als die Mesenteriallacune. Diese Muskulatur dient wahrscheinlich zu irgendeiner Bewegung des Blutes. Das antimesenteriale Blutgefäß setzt sich oben an den Stiel der POLI'schen Blase nahe der Einmündung in den Ringkanal an und findet dort sein Ende (vgl. Taf. 24, Fig. 16).

## II. *Synapta minuta*.

### 1. Über die Zurückführung des Synaptidenankers auf die Grundform des Primärkreuzes sowie über die angebliche Homologie zwischen Synaptiden- und Molpadiidenanker.

Die Homologie der Ankerformen der Molpadiiden und Synaptiden ist lange Zeit als etwas Selbstverständliches hingenommen worden. In dem Vorkommen von ankerförmigen Kalkkörpern bei einigen Molpaiiden sah man nur eine willkommene Bestätigung der landläufigen Ansicht einer nahen Verwandtschaft der beiden fußlosen Gruppen der Holothurien. H. LUDWIG war der Erste, der nachwies, daß die Synaptiden in Wahrheit von den Molpadiiden recht verschieden sind, und der auf Grund dieser Anschauung auch an der Homologie der Ankerformen, die in den genannten Gruppen vorkommen, zweifelhaft werden mußte (1889—92, p. 449). Trotz der LUDWIG'schen Darlegungen fand die scharfe Trennung von Synaptiden und Molpadiden keine allgemeine Zustimmung; insbesondere hat R. PERRIER in seinem großen Holothurienwerke (1902), dessen Systematik für weitere Publikationen maßgebend wurde, beide Gruppen wieder unter dem alten Namen „Apoda“ vereinigt und sich zur Begründung seiner Ansicht unter anderm auf die Übereinstimmung im Vorkommen von Ankern hingewiesen. Ich habe mich bemüht, durch Beibringung neuer Tatsachen wie durch kritische Er-

örterung der vorliegenden Daten die Notwendigkeit einer scharfen Spaltung der Apodengruppe festzulegen (1907 u. 1908). ÖSTERGREN hat in einer kurzen, aber inhaltreichen Mitteilung die verschiedene Funktion der *Synapta*- und *Molpadia*-Anker dargelegt und die Theorie begründet, daß die Anker der Molpadiiden nicht nur in der Funktion, sondern auch nach ihrer Herkunft mit den Gitterplatten mit stachelförmigen Aufsatz, wie sie bei andern Molpadiiden vorkommen, zusammengehören. Der *Synapta*-Anker dient durch seine passiven Bewegungen zur Fortbewegung, der *Molpadia*-Anker, der aus der Haut des Tieres mit den Spitzen vorsteht, hat dagegen die Aufgabe, Fremdkörper, Pflanzenteile u. dgl. festzuhalten und so der Bildung einer schützenden Kruste des Tieres zu dienen. Obwohl ÖSTERGREN sich daher deutlich gegen die Homologie der beiden Ankerformen ausgesprochen hat, versuchte auf der andern Seite HÉROUARD (1902) von neuem Gesichtspunkte aus die Homologie der Kalkkörper von *Ankyroderma* und *Synapta* zu stützen. ÖSTERGREN'S Darstellung scheint auf diesen Forscher ebensowenig Einfluß geübt zu haben wie auf R. PERRIER. Durch vergleichende Untersuchung der Kalkkörperformen gelangte ich aber zu der Ansicht, daß diese französischen Forscher im Unrecht sind. In meiner „Stammesgeschichte der Seewalzen“ habe ich darzulegen versucht, wie eine lückenlose Reihe von Kalkkörperformen vom dreistrahligem Stühlchen der Molpadiiden zu den *Ankyroderma*-Ankern führen (1908, Fig. 10). Weil diese Anker also Bildungen darstellen, die sich aus komplizierten Kalkkörpern entwickelt haben, konnte man schon auf Grund dieser Tatsache die Homologie mit den *Synapta*-Ankern unwahrscheinlich finden. Völlig überzeugend konnte diese Ansicht aber erst wirken, wenn die Entwicklung der *Synapta*-Anker aufgeklärt wurde. Ich habe deshalb an jener Stelle versprochen dies nachzuholen. Die ontogenetische Entstehung des *Synapta*-Ankers ist aber schon seit längerer Zeit bekannt, besonders durch SEMON'S Abbildungen (die sich auf *Synapta inhaerens*-Mittelmeerform beziehen) (1887 tab. 10, fig. 16). Diese Abbildungen und Beschreibungen wie auch die neuen Forschungen von WOODLAND (1906 u. 1907<sub>1, 2</sub>) lassen aber nicht erkennen, auf welche Kalkkörpergrundform der *Synapta*-Anker zurückgeführt werden kann. Nach den SEMON'schen Zeichnungen wachsen die beiden gebogenen Arme des Ankers als krumme Kalkstücke vom einen Ende des Ankerschaftes aus. Die ontogenetische Entwicklung gibt uns hier also keinen Aufschluß über die Geschichte des Synaptidenankers. Schon SEMPER (1868) hatte die Synaptiden-



anker zu denjenigen Ankerformen gestellt, die eine Zurückführung auf das sich vergabelnde Primärkreuz nicht ohne weiteres zuließen. Zwar hat LUDWIG (1889—92, p. 56) darauf hingewiesen und neuerdings wieder WOODLAND (1907<sub>2</sub>, p. 494), daß der Anker wie ein Primärkreuz zuerst als Stab angelegt wurde, der sich dann an einem Ende gabelte und auch an dem Handhabenende einen Anlauf zur Vergabelung nähme; indessen ist das Merkwürdige und zu Erklärende, daß die beiden Äste anstatt unter 120° schräg nach vorn, also etwa in der so: Y, anzudeutenden Form zu wachsen, sich umgekehrt im Bogen nach rückwärts wenden. Die Annahme, daß es sich hier eben um eine neue eigenartige Bildung handelte, ließ sich gerade nach SEMON's Abbildungen deshalb nicht abweisen.

Die Anker der *Leptosynapta minuta* gestatten nun diese Zurückführung der Anker auf sich vergabelnde Primärkreuze in völlig einwandfreier Weise durchzuführen. Taf. 21, Fig. 4—6 sollen diese Behauptung illustrieren. Die abgebildeten in Entwicklung begriffenen Kalkkörper sind jungen Tieren entnommen, die noch nicht die volle Tentakelzahl erreicht hatten. Die erste der genannten Abbildungen zeigt uns den als Kalkstab angelegten Schaft des in Entstehung begriffenen Ankers und an dem Ende, das die Arme tragen soll, eine Vergabelung, die genau wie bei einem Primärkreuz nach vorn zu unter etwa 120° stattgefunden hat. Die beiden Zinken dieser Gabel zeigen an ihren Enden schon wieder die Andeutung je einer weitem Gabelung. Die 2. Zeichnung stellt einen Anker dar, dessen einer Arm in der Entwicklung weiter fortgeschritten ist. Hier ist deutlich zu erkennen, daß der eine, der nach vorn gerichtete Gabelarm, nicht ausgebildet worden ist, sondern nur als vorspringender Höcker noch zu erkennen ist. Der ausgebildete Gabelast 2. Ordnung ist schon, wie zu erwarten, etwas nach hinten gerichtet und hat offenbar eine neue Vergabelungsstelle angelegt, an der wiederum nur der rückwärts, dem Schaft zugewendete Zweig zur Ausbildung gekommen ist. Aber auch an dieser 3. Vergabelungsstelle ist noch an dem äußern Höcker die rudimentäre Gabelzinke zu erkennen. Es ist nun leicht einzusehen, wie durch weiteres Dickenwachstum und ausgleichende Kalkanlagerung die Rundung der Ankerarme erzielt wird, die für denselben so charakteristisch ist. Aus dieser Art der Entstehung ergibt sich also, daß der Ankerarm nicht einem Gabelast eines Primärkreuzes entspricht, sondern aus den innersten Zweigen von zwei weitem Vergabelungen hervorgeht. Die Biegung



des Ankerarmes kommt also nicht durch ursprüngliches Krummwachsen, sondern durch doppelte Knickung zustande.

Was nun die Handhabe angeht, so ist an unserer 2. Figur deutlich zu sehen, daß sie in ähnlicher Weise entsteht wie die beiden Arme. Die Handhabe bildet sich in genau derselben Weise; nur sind die Zweige kürzer, und bei unserer Form scheint auch nur eine doppelte Verzweigung an dem Handhabenende des Ankers angelegt zu werden. Während bei *Leptosynapta minuta* die Verzweigung auch an diesem Ende von der Rudimentation der äußern Äste begleitet zu sein scheint, weisen andere große Synaptiden in diesem Punkte

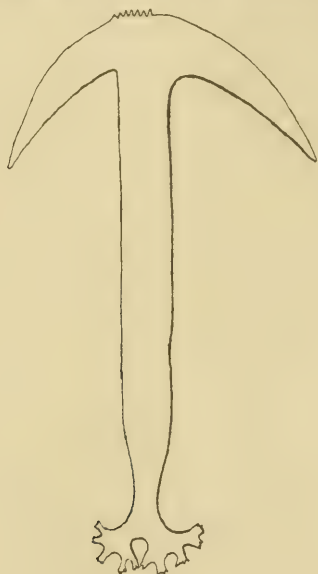


Fig. A.

ursprünglichere Verhältnisse auf. Man findet gelegentlich eine regelrechte dichotomische Verästelung an dieser Stelle (Textfig. A); man denke nur an die Handhabe der Anker von *Euapta* und *Opheodesoma* sowie an die Handhabenformen in der Gattung *Protankyra* (vgl. z. B. THÉEL's Abbildung vom Anker der *Euapta lappa* CLARK 1907, tab. 4. fig. 25). Überhaupt ist die vergleichende Betrachtung von Ankerformen wohl geeignet die dargelegten Ansichten zu bestätigen. So erklärt sich die seltsame Ankerform, die THÉEL 1886 von *Synapta maculata* abbildet, nach unsern Ausführungen ohne weiteres. Auch die leichte Delle, die der Ankerbogen gegenüber der Ansatzstelle am

Schaft gelegentlich aufweist, wird nun als nicht völlig ausgeglichene Andeutung der ersten Gabelung erklärlich. Diese leichte Andeutung einer Einbiegung wird allerdings meist völlig verdeckt und oft durch kleine Auswüchse an der Mitte des Ankerbogens ins Gegenteil verkehrt.

Primärkreuze kommen bei fast allen Holothuriern vor, und so bedürfte der Ausgangspunkt der Entwicklungsreihe, die mit dem typischen Anker endigt, kaum einer besondern Betrachtung. Es ist aber doch vielleicht nicht ohne Interesse, daß gerade bei *L. minuta*, bei der die Ankerentwicklung noch die Herkunft dieser Gebilde verrät, auch Kalkkörper vorkommen, die genau denjenigen entsprechen, die wir an dem Anfang jener Reihe erwarten würden: nämlich Primärkreuze mit dreimaliger Verästelung der Enden, die sich nicht zur Bildung geschlossener Löcher vereinigen. Diese Kalkkörper (Taf. 21, Fig. 1) fand ich in den Fühlern unserer Art. Man braucht sich bei diesen Kalkkörpern nur immer die äußern Gabeläste an der Verzweigungsstelle reduziert zu denken, um die in Bildung begriffenen Ankerarme vor sich zu haben.

Vergleicht man die sich aus unsern Darlegungen ergebende Entwicklungsreihe mit derjenigen, die ich für die *Molpadia*-Anker zusammengestellt habe (1908, fig. 10), so springt die völlige Verschiedenheit dieser konvergenten Bildungen mit aller Deutlichkeit in die Augen.

Betrachten wir dagegen HÉROUARD's Argumentation. Diese geht von den Ankerplatten der Synaptiden aus und sucht zu zeigen, daß dieselben je einer der löffelförmigen Platten, die einen *Molpadia*-Anker stützen, entsprechen. Wie bei der Ankerplatte die Löcher (ihrer „Ordnung“ entsprechend) nach dem Gelenkende zu abnehmen, so nehmen auch die Löcher des löffelförmigen Kalkkörpers immer mehr ab, je weiter sie von dem gemeinsamen Mittelpunkt aller Stützplatten entfernt liegen. Kein Wunder also, so meint HÉROUARD, wenn dieselben schließlich ganz verschwinden und auf diese Weise der kompakte Stiel dieser Platten zustande käme. Möglich, daß diese Löffel in der Weise auf das Schema einer Gitterplatte zurückgeführt werden können. Aber damit ist doch noch gar kein Beweis gegeben für die Beziehungen der Synaptiden und Molpadiiden. Sagt doch HÉROUARD (1902, p. 49) selbst, daß es ein „principe général“ ist, daß die Löcher mit ihrer „Ordnung“ an Größe abnehmen. Nach diesem allgemeinen Prinzip könnten aber beide in Rede stehenden Kalkkörperformen ihre kleinen Durchbrechungen gebildet haben, ohne daß man anzunehmen braucht, hier läge nur ein einmaliges Geschehen vor, daß sich nicht wiederholen könnte. Wenn es sich also nicht um ein allgemeines Prinzip,

sondern um einen ganz bestimmten Formbildungsvorgang handelte, so würde HÉROUARD'S Homologisierung vielleicht mehr Sinn haben. Auch die lediglich einseitige Ausbildung von Ankerplatten und Löffeln kann man nicht als ein gemeinsamen Ursprung andeutendes Merkmal gelten lassen, denn auch das ist eine in vielen Holothuriengruppen wiederkehrende ganz gewöhnliche Erscheinung. Man denke nur an die einseitigen Ausbildungen von „Schnallen“, an die „Nadeln“ von *Pseudocucumis* oder an die in einen Stachel verlängerten Gitterplatten von *Cucumaria echinata* oder dergleichen. Man könnte also ohne Schwierigkeiten noch viele „Homologien“ jener Art und zum Teil mit überzeugenderen Beispielen beweisen!

Ferner sucht HÉROUARD die drei- bzw. sechsstrahlig gebauten Platten der Molpadiiden mit Hilfe einiger abnormer Doppelbildungen zu erklären, die so aussehen, als ob sie durch teilweise Verschmelzung der freien Enden von Gitterplatten (unter einem Winkel von  $120^{\circ}$ ) entstanden wären. Auch diese Erklärung ist unnötig weit hergeholt und ganz unwahrscheinlich. Die Erklärung für die Dreistrahligkeit dieser Kalkkörper liegt doch so nahe! Man braucht sich nur ein Primärkreuz zu denken, daß sich nur an einem Ende gabelt, um zu einem regulären Dreistrahler zu kommen, der sich nun regelmäßig an seinen 3 Enden weiterverästelt und Gitterplatten, dreistrahlig Stühlchen usw. bilden kann.

Wir haben uns (1908) bemüht nachzuweisen, daß der *Ankyroderma*-(*Molpadia*-)Anker sich aus dreistrahlig Stühlchen (Gitterplatten mit Aufsatz) ableitet. Die Ableitung kann, glaube ich, zumal in Anbetracht der gleichen von ÖSTERGREN betonten Funktion dieser Gebilde nicht mehr in Zweifel gezogen werden. Wenn nun auch diese dreistrahlig Kalkkörper nach der HÉROUARD'schen Ansicht Ankerplatten entsprächen, so gelangte man zu der kuriosen Folgerung, daß der *Molpadia*-Anker einerseits dem *Synapta*-Anker und andererseits 3 verschmolzenen *Synapta*-Ankerplatten homolog wäre!

Die Aussicht auf solche Ziele verbietet diesen Weg. Die Bemühungen von PERRIER und HÉROUARD können die spezielle Homologie der Molpadiiden- und Synaptidenkalkkörper nicht retten. Auch diese Stütze der immer wieder auflebenden Ansicht einer nähern Verwandtschaft von Molpadiiden und Synaptiden ist unhaltbar geworden.

## 2. Die übrigen Kalkkörper und der Kalkring.

Neben den Ankern fand ich bei unserer Form Ankerplatten, Schnallen und Stützkörper in den Fühlern.

Die Ankerplatten (Fig. 7—12, Taf. 21) habe ich bereits an anderer Stelle (1906) in ihren wesentlichen Eigentümlichkeiten geschildert. Sie sind sehr charakteristisch gebaut und leicht zu erkennen. Eine normale Ankerplatte besitzt 12 Löcher, von denen 5 auf das Gelenkende kommen. Das freie Ende der Ankerplatte besitzt die für viele Synaptiden typischen 7 Durchbrechungen, von denen 6 ein Zentralloch umgeben. Diese Löcher sind an ihrem Innenrand häufig bedornt. Von den Löchern des Gelenkendes liegen je 2 seitlich und 1, das ganz schmal ist und von eng benachbarten Kalkstäben begrenzt wird, in der Mitte. Gerade diese beiden Kalkstäbchen, mit der schmalen Spalte zwischen sich, geben der ganzen symmetrischen Ankerplatte ein sehr eigentümliches Aussehen. Die äußern Begrenzungen der seitlichen Löcher des Gelenkendes fehlen nicht selten. Dadurch erhalten solche Ankerplatten eine große Ähnlichkeit mit denjenigen von *Labidoplax buskii*. Dieser Umstand ist, wie ich bereits (l. c.) angedeutet habe, nicht ohne systematisches Interesse. Er gibt einen Fingerzeig für die Erklärung des Handgriffes an den Ankerplatten der *Labidoplax*-Arten. Jedenfalls wird es durch diese Beobachtung möglich, *Labidoplax buskii* in nähere Beziehung zu andern Synaptiden mit vollständigerem Handhabenende an den Platten zu setzen. *Labidoplax buskii* und *media* haben Ankerplatten, deren freies Ende die regelmäßige 7 Zahl der Löcher aufweist, und ähneln insofern den *Leptosynapta*-Arten viel mehr als etwa der *Labidoplax digitata*, die unregelmäßige Verteilung zahlreicher Löcher an jener Stelle aufweist. Nun zeigte der Fall von *Leptosynapta minuta*, daß das unterscheidende Merkmal, der „Handgriff“ der Ankerplatte, keine scharfe Kluft bedingte, sondern sehr leicht bei einer andern Form auftreten könne. Aus diesem Grunde hatte ich Zweifel an dem Zurechtbestehen der Gattung *Labidoplax*. ÖSTERGREN erwidert mir (1907), daß er die im übrigen wohlbegründete Gattung nicht um einer Art willen fallen lassen möchte, und schlägt vor, die Schwierigkeit durch Aufstellen einer neuen Gattung für *Leptosynapta minuta* zu heben. Aber damit ist die sachliche Schwierigkeit nicht gehoben. Diese läßt sich vielmehr tiefer verfolgen und führt unabwendbar zu dem Resultat, daß „*Labidoplax*“ *buskii* und *media* von den übrigen *Labidoplax*-Arten getrennt werden müssen.

WOODLAND'S Untersuchungen (1907<sub>2</sub>, p. 490) haben nämlich einerseits bestätigt, daß die Bildung der Ankerplatte von *L. inhaerens* von einem Stäbchen ihren Ausgang nimmt, das senkrecht zum Ankerschaft



liegt (vgl. unsere Abbildungen Taf. 20, Fig. 4—6; parallele Lage des Stäbchens führt zu anormalen Platten), auf der andern Seite aber gezeigt, daß bei *Labidoplax digitata* das Primärstäbchen immer parallel dem Ankerschaft liegt. Aus dieser entwicklungsgeschichtlichen Tatsache läßt sich eine interessante Folgerung ziehen, wenn wir sie mit Ergebnissen der vergleichenden Betrachtung zusammenhalten. Betrachtet man nämlich die Gitterplatten der übrigen Arten der Gattung *Labidoplax* (mit Ausnahme der Arten *buskii* und *media*) sowie einfache Platten der bekanntlich nahe verwandten Gattung *Protankyra*, so wird man zu dem Schlusse gedrängt, daß bei diesen Formen die Ankerplatte derart ist, daß man sie sich nach Art der *digitata*-Platte angelegt denken muß durch ein dem Ankerschaft paralleles Kalkstäbchen. Für *L. digitata* ist diese Sache bewiesen,

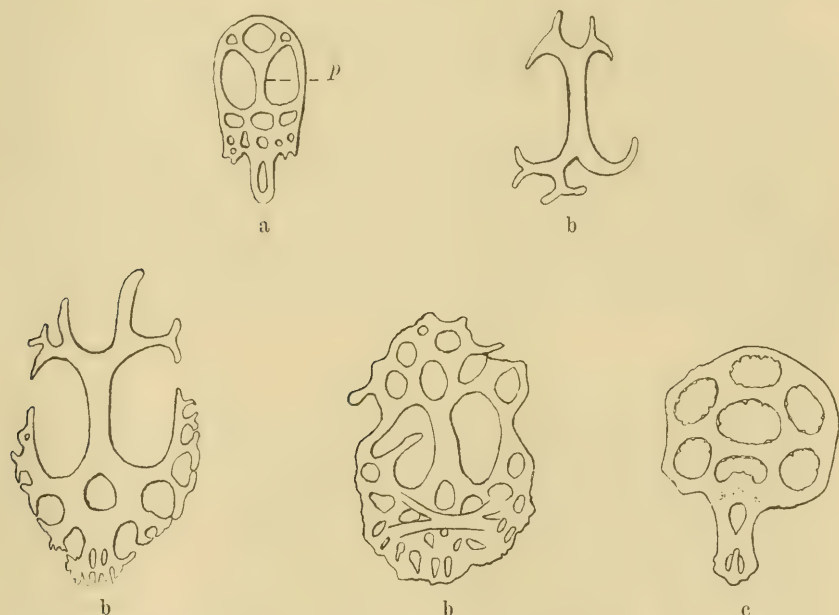


Fig. B.

- a Ankerplatte von *Labidoplax incerta* (*dubia*). 200:1. Nach THÉEL 1886. *p* bezeichnet den Primärstab, der parallel der Längsachse der Platte und somit auch parallel dem Ankerschaft liegt.
- b Entwicklungsstadium und mehr oder weniger ausgebildete Gitterplatten von *Protankyra duodactyla* nach CLARK, 1907, tab. 4, fig. 6, 4 u. 5. 156:1.
- c Dagegen Ankerplatte von *Labidoplax buskii*. Nach BRADY u. ROBERTSON. Aus CLARK, 1907, tab. 5, Fig. 23.

*L. thomsonii* ist davon wenig unterschieden und wahrscheinlich unter den von WOODLAND untersuchten Formen gewesen (vgl. 1907<sub>2</sub>, p. 486). Daß dasselbe aber für *Labidoplax dubia* gilt, zeigt ein Blick auf die Ankerplatte, die nebenan abgebildet ist und bei der der vermutliche Primärstab durch *p* bezeichnet ist. Daß ähnliches für die Gattung *Protankyra* gilt, scheint mir durch die Ankerplatte von *Protankyra duodactyla* CLARK (Textfig. B) bewiesen.

Dagegen wird wohl niemand bezweifeln, daß die Ankerplatten von „*Labidoplax*“ *media* und *buskii*, die genau unserer Abbildung einer unvollständigen Platte von *minuta* gleichen (Taf. 21, Fig. 12), genau so wie diese und wie *L. inhaerens* durch ein quer zum Ankerschaft liegendes Kalkstäbchen angelegt werden.

Somit wird deutlich, daß in ÖSTERGREN'S Gattung *Labidoplax*-Tiere mit prinzipiell verschiedener Anlage der Gitterplatte vereinigt sind. Es müssen daher

1. *Labidoplax buskii* und *media* aus der Gattung *Labidoplax* genommen werden und entweder zur Gattung *Leptosynapta* gestellt oder (vielleicht mit *L. minuta*) zu einer neuen Gattung vereinigt werden;

2. die übrigen „*Labidoplax*“-Arten entweder in der verengten Gattung bleiben oder mit *Protankyra* vereinigt werden.

Ich glaube, daß die hier aufgedeckte Bedeutung des Unterschiedes in der Anlage der Ankerplatten vielleicht Anlaß zur Bildung zweier Gruppen unter den ankertragenden Synaptiden geben könnte. Das wird bei einer Revision der Systematik zu berücksichtigen sein.

Abgesehen von der erwähnten Unvollständigkeit sind die Ankerplatten meist sehr regelmäßig gebaut. Nur selten treten an dem freien Plattenende kleine akzessorische Löcher an der Peripherie auf (Taf. 21, Fig. 8). Die Größe der Platten und Anker ist aus der angegebenen Vergrößerung unserer Abbildungen leicht zu sehen.

Außer den Ankern und Ankerplatten treten in der Körperwand noch Schnallen auf (vgl. Fig. 13, Taf. 21). Diese Schnallen besitzen 4 Löcher, die durch ein Primärkreuz getrennt sind. Diese Kalkkörper ähneln sehr den Dendrochirotschnallen, doch ist diese Form eine so einfache, daß auf dieses Vorkommen morphologisch kaum ein größeres Gewicht gelegt werden kann. So einfache Gebilde können sich eben aus Primärkreuzen in verschiedenen Gruppen unabhängig

entwickeln. Das Vorkommen von Schnallen bei Synaptiden ist eine große Seltenheit, doch hat LUDWIG schon 1875 ähnliche Gebilde bei *Protankyra asymmetrica* gesehen.

In den Fühlern und in dem sie verbindenden vordersten Teil der Körperwand treten zahlreiche Stützkörper auf. Zwischen den Fühlern in der Körperwand haben diese Stützgebilde ähnliche Form wie der in Fig. 3 rechts, Taf. 21 abgebildete. In den Fühlern, wo die Stützstäbe seitlich neben dem Tentakelgefäß im Bindegewebe liegen, weisen dieselben nicht so große seitliche Auswüchse auf (Taf. 21, Fig. 3 links). In der Spitze der Fühler endlich bilden sich Kalkkörper, die man am besten als unvollständige Gitterplatten beschreiben kann (Fig. 1 u. 2. Taf. 21). Hier trifft man auch die regelmäßig dichotomisch verzweigten Primärkreuze, die schon oben erwähnt wurden (l. c. fig. 1).

### Kalkring.

Der Kalkring (Taf. 22, Fig. 14) der kleinen lebendig gebärenden *Synapta* ist dadurch besonders interessant, daß er dieselbe primitivste Gestalt aufweist, die ich bei *Rhabdomolgus* antraf und als ursprünglichste Kalkringform angesprochen habe. Jedes Kalkringglied ist hantel- bis biskuitförmig, d. h. nicht nur hinten, sondern auch am Vorderrand eingebuchtet. Es besteht aus demselben maschigen Gewebe wie bei *Rhabdomolgus*. Radialia und Interradialia sind nicht zu unterscheiden. Entsprechend der Zehnzahl der Fühler sind 10 Kalkringstücke, 5 radiale und 5 interradianale, vorhanden.

### 3. Sinnesorgane.

Von einer Schilderung der Tastpapillen der Haut, die hier wie bei *Rhabdomolgus* immer in der Nähe der Radien zu liegen scheinen, wollen wir absehen, weil wir bereits oben eine Analyse des Baues dieser Organe an viel günstigerem Objekte gegeben haben.

Außer den Tastpapillen kommen bei *L. minuta* noch zweierlei Sinnesorgane vor: nämlich Sinnesknospen auf den Tentakeln und ähnliche Organe in der Körperwand.

Die Sinnesknospen der Tentakel sind in 10 Zahl vorhanden; jeder Fühler der Tiere trägt nämlich nur eine Knospe (Taf. 21, Fig. 14). Diese Knospen sind gestielt und sitzen den Tentakeln nicht direkt auf. Sie unterscheiden sich in dieser Richtung von den entsprechenden Organen der *Labidoplax digitata* und von *Leptosynapta inhaerens* und gleichen denjenigen der *Leptosynapta bergensis*. Sie

bestehen aus einer Einsenkung des Epithels auf dem Stiel. Dieses eingesenkte Epithel ist verdickt und mit starken Wimpern versehen, die beim lebenden Tier in steter Bewegung sind. Vom Tentakelnerven tritt ein Sinnesknospennerv an diese verdickten Epithelzellen heran. Eine eigentliche scharf abgesonderte Knospe wie bei *Labidoplax digitata* oder schwächer bei *L. bergensis* bilden die Sinneszellen bei dieser Art nicht.

Ich will an dieser Stelle hinzufügen, daß die Tentakelnerven genau solche um den Wassergefäßkanal mit seiner Muskulatur gelegte Hohlzylinder (mit verdickter, besonders reichlicher Nervenfasermasse an der Innenseite) bilden, wie ich das nunmehr schon von einer Reihe anderer Synaptiden bewiesen habe.

In einer frühern Arbeit habe ich gezeigt, daß bei *Rhabdomolgus ruber*, dem die Sinnesknospen der Tentakel fehlen, ähnliche Organe in der Körperwand, in der Zone hinter dem Fühlerkreuz, vorkommen. Nun finde ich bei *Leptosynapta minuta* genau entsprechende Sinnesorgane in gleicher Lage. Taf. 22, Fig. 13 stellt ein solches Sinnesorgan dar. Sein Aufbau ist im wesentlichen derselbe wie bei einer wenig differenzierten Sinnesknospe. Auch hier handelt es sich um eine Einstülpung einer Gruppe verdickter Epithelzellen. Auch scheinen mir in der von den äußern Enden dieser Zellen begrenzten Grube, wie bei den entsprechenden Organen von *Rhabdomolgus*, Sinneshaare bzw. Geißeln zu stehen. Ich zähle an verschiedenen Exemplaren je etwa 6 dieser Sinnesgruben.

#### 4. Rudimente der Radiärkanäle.

Der anatomische Bau der Radien ist bei unserer Form ein recht einfacher. Innen der einfache Längsmuskel, an seiner freien Seite mit Peritonealepithel überzogen und ganz mit Bindegewebe durchwachsen, dann die dünne nur aus einer Lage von getrennten Fasern gebildete Ringmuscularis, weiter nach außen inneres und äußeres Band der Radialnerven und endlich das Bindegewebe der Cutis und das äußere Epithel. Radiärkanäle sind nicht vorhanden, aber bei genauem Zusehen entdeckt man doch zwischen Nerv und Ringmuscularis ein paar „äußere Längsmuskelfasern“. Diese Längsmuskelfasern liegen gerade dort, wo bei actinopoden Holothurien der Radiärkanal verläuft. Da dieser Kanal an seiner Außenwand einige Längsmuskelfasern auszubilden pflegt, so habe ich bei *Rhabdomolgus*, wo ich zuerst die äußern Längsmuskelfasern auffand, als Rudimente des bei Synaptiden obliterierenden radialen Wassergefäßes gedeutet



(1907, p. 649—651). Bei *Leptosynapta minuta* ist die Lage der Dinge eine ganz entsprechende. Auch hier sind es nur wenige, gewöhnlich zwei, Fibrillen, die man beim fertigen Tier noch nachweisen kann. Der Radiärkanal wird eben schon in ganz frühem Stadium zurückgebildet, in einem Zustand, in dem er nur wenig Fasern gebildet hat. Dazu kommt vielleicht, daß bei dem spätem Wachstum und der Streckung des Tieres die wenigen Fasern noch mehr verteilt werden. In der von uns angedeuteten Weise erklärt sich die Lage dieser äußern Fasern völlig ungezwungen; dagegen würde bei Ignorierung der Rudimentation der Radialgefäße nicht einzusehen sein, von welchen histologischen Elementen Muskelfasern an jener Stelle gebildet würden, an der das Cölomepithel, das neben den Wassergefäßwandungen fast allein für die Muskelbildung bei den Holothurien in Betracht kommt, durch seinen Verlauf um den Radiärlängsmuskel nicht zugegen ist.

---

*L. minuta* ist, wie ich früher gezeigt habe, lebendig gebärend. Ich fand ein Tier mit 5 Jungen in der Leibeshöhle. Aus Mangel an geschlechtsreifen Individuen der Art, dem ich vergeblich abzuhelfen bemüht war, muß ich leider einstweilen auf die Aufklärung der Fragen: wie kommen die Jungen in die Leibeshöhle und wie heraus, verzichten. Ich habe zwar über die Geschlechtsorgane schon genauere Untersuchungen angestellt, bin aber in einigen Fragen noch nicht zu völlig sichern Ergebnissen gelangt. Ich muß daher den Leser in bezug auf diese Verhältnisse einstweilen auf meine frühere kurze Veröffentlichung (1906) verweisen.

---

### Literaturverzeichnis.

1906. BECHER, SIEGFRIED, Über *Synapta minuta* n. sp., eine brutpflegende Synaptide der Nordsee, und über die contractilen Rosetten der Holothurien, in: Zool. Anz., Vol. 30, No. 16.
1907. —, *Rhabdomolgus ruber* KEFERSTEIN und die Stammform der Holothurien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 88, p. 545—689, tab. 32—36.
1908. —, Die Stammesgeschichte der Seewalzen, Habilitat.-Schr. Gießen, auch in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 1.
1909. —, Über die „Hörbläschen“ der *Leptosynapta bergensis*, ein Beitrag zur Kenntnis der statischen Organe, in: Biol. Ctrbl.
1898. CLARK, HUBERT LYMAN, *Synapta vivipara*: a contribution to the morphology of Echinoderms, in: Mem. Boston. Soc. nat. Hist., Vol. 5, No. 3.
1899. —, The Synaptas of the New England Coast., in: Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 19, p. 21—31, tab. 10 u. 11, Washington.
1907. —, The apodous Holothurians, a monograph of the Synaptidae and Molpadiidae, in: Smithsonian. Contrib. Knowl., Vol. 35, Washington.
1891. CUÉNOT, L., Études morphologiques sur les Échinodermes, in: Arch. Biol., Vol. 11, p. 313—680.
1903. DELAGE, YVES und EDGARD HÉROUARD, Traité de Zoologie concrète, Vol. 3, Les Echinodermes, Paris.
1884. HAMANN, OTTO, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 1. Die Holothurien, Jena.
1889. HÉROUARD, EDGARD, Recherches sur les Holothuries des cotes de France, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 7, p. 535—704, tab. 25—32.
1902. —, Sur une loi de formation des corpuscules calcaires et sur l'homologie qui existe entre ces corpuscules chez *Ankyroderma* et *Synapta*, in: Bull. Soc. zool. France, Vol. 27, p. 46—51.
- 1889—1892. LUDWIG, HUBERT, Die Seewalzen, in: BRONN, Class. Ordn. Tierreich, Vol. 2, Abt. 3, 1. Buch, Leipzig.
1897. ÖSTERGREN, HJALMAR, Über die Funktion der ankerförmigen Kalkkörper der Seewalzen, in: Zool. Anz., Vol. 20, p. 148—159.
1905. —, Zur Kenntnis der skandinavischen und arktischen Synaptiden, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 3, Not. et Rev., No. 7, p. 133—164.

1907. ÖSTERGREN, HJALMAR, Zur Phylogenie und Systematik der See-  
walzen, in: Zool. Studier TULLBERG.
1902. PERRIER, RÉMY, Holothuries, in: Expéditions scientifiques du  
„Travailleur“ et du „Talisman“ pendant les années 1880—1883,  
Paris.
1903. POLARA, GIOVANNI, Sull' organo genitale e sulle lacune aborali  
della *Synapta inhaerens*, in: Arch. Zool., Vol. 1, p. 367—373.
- 1905<sub>1</sub>. —, Sopra una nuova gonade delle Oloturie, in: Zool. Anz.,  
Vol. 28, p. 33—37 u. 4 Textfig.
- 1905<sub>2</sub>. —, Sull' organo genitale e sulle lacune aborali del *Phyllophorus*  
*urna* (GRUBE), in: Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania, Vol. 18,  
Mem. 9.
1842. DE QUATREFAGES, A., Mémoire sur la Synapte de Duvernoy (*Syn-*  
*napta duvernaea* A. de Q.), in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 17,  
p. 19—93, tab. 2—5.
1897. RUSSO, ACHILLE, Sul cosiddetto canale problematico delle Oloturie  
(Nuovo contributo alla morfologia degli Echinodermi), in: Boll. Soc.  
Natural. Napoli, Vol. 11, p. 1—4.
1902. —, Studii sugli Echinodermi, in: Atti Accad. Gioenia Sc. nat.  
Catania (4), Vol. 15.
1887. SEMON, RICHARD, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden  
des Mittelmeeres, 1. Mitthlg., in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 7,  
p. 272—300, tab. 9 u. 10.
1868. SEMPER, CARL, Holothurien, in: Reisen im Archipel der Phi-  
lippinen, 2. Teil, Wiss. Res., Vol. 1, p. 1—288, tab. 1—40, Leipzig.
1886. THÉEL, HJALMAR, Report on the Holothuriodea, II., in: Rep.  
sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 14.
1888. VOGT, CARL und EMIL YUNG, Lehrbuch der praktischen ver-  
gleichenden Anatomie, Vol. 1, Braunschweig.
1906. WOODLAND, W., Studies in spicule formation. 4. The sclero-  
blastic development of the spicules in *Cucumariidae*; with a note  
relating to the plate-and-anchor spicules of *Synapta inhaerens*, in:  
Quart. Journ. microsc. Sc. (2), Vol. 49, p. 533—559, tab. 32—34  
u. 4 Textfig.
- 1907<sub>1</sub>. —, Studies in spicule formation. V. The scleroblastic develop-  
ment of the spicules in *Ophiuroidea* and *Echinoidea*, and in the genera  
*Antedon* and *Synapta*, *ibid.*, Vol. 51, p. 31—43, tab. 3—4 u. 1 Textfig.
- 1907<sub>2</sub>. —, Studies in spicule formation. VII. The scleroblastic devel-  
opment of the plate-and-anchor spicules of *Synapta*, and of the  
wheel spicules of the *Auricularia* larva, *ibid.*, Vol. 51, p. 483—509,  
tab. 29—30 und 6 Textfig.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Alle <sup>1)</sup> Figuren wurden in ihren Umrissen mit dem Zeichenapparat entworfen.

#### Tafel 20.

Kalkkörper von *Leptosynapta bergensis*, *inhaerens* und der Mittelmeerform.

Fig. 1. Freies Ende einer Ankerplatte von *Leptosynapta bergensis*. Zur Demonstration des Verhältnisses der 7 Löcher. 200 : 1.

Fig. 2. Freies Ende einer Platte von *L. inhaerens* zum Vergleich. Man sieht die auffallende Größe des Terminalloches. 200 : 1.

Fig. 3. Ankerplatte und Anker der Mittelmeerform, die bisher mit der *L. inhaerens* zusammengeworfen wurde. 200 : 1.

Fig. 4—6 geben Entwicklungsstadien von Ankerplatten der *L. bergensis*. Ein Primärkreuz bildet den Anfang. 245 : 1.

Fig. 7 und 8 illustrieren die Wege, die zur Komplikation der Lochverhältnisse des freien Endes der Ankerplatten führen. Nur der äußerste Teil dieser Plattenenden ist gezeichnet. 245 : 1.

Fig. 9 zeigt ein solches fertiges Plattenende, bei dem das Terminalloch durch kleinere Löcher ersetzt ist. Außerdem sind noch die sehr häufigen seitlichen akzessorischen Löcher hinzugetreten. 245 : 1.

Fig. 10 gibt ein ganz einfaches Plattenende ohne jede Komplikation wieder. 245 : 1.

Fig. 11. Eine vollständige Ankerplatte derselben Art (*L. bergensis*). 245 : 1.

Fig. 12. Anker von derselben Form. 245 : 1.

---

1) Mit Ausnahme von Fig. 10, Taf. 22.



Fig. 13 zeigt das Lageverhältnis des Ankers zu der Platte. Der Anker kann sich, mit seinem verdickten Handhabenende des Schaftes gegen das Bügelende der Platte und den Bügel gestützt, wie in einem Gelenk bewegen. 220 : 1.

Fig. 14. Kleine Kalkkörper aus den Fühlern. 460 : 1.

Fig. 15. C- und kreisförmige Kalkteilchen aus den Radien. 460 : 1.

### Tafel 21.

Alle Figuren beziehen sich auf *Leptosynapta minuta*.

Fig. 1 und 2 bringen Kalkkörper zur Darstellung, wie sie sich in den Fühlerspitzen finden. 440 : 1.

Fig. 3. Links Stützstäbe der Fühler, rechts Stützstab aus dem Bindegewebe zwischen den Fühlern. 440 : 1.

Fig. 4—6 zeigen die Ankerentwicklung. Die beiden Entwicklungsstadien 4 und 5 zeigen, wie die Ankerform auf ein sich verästelndes Primärkreuz, bei dem einige Zweige nicht ausgebildet werden, zurückgeführt werden kann. 440 : 1.

Fig. 7. Regelmäßige Ankerplatte und Anker. 980 : 1.

Fig. 8. Ankerplatte mit unregelmäßig angelegten und überzähligen Löchern. 370 : 1.

Fig. 9. Ankerplatte mit Verdoppelung (Teilung) eines der 7 Hauptlöcher des freien Endes. 370 : 1.

Fig. 10 u. 11. Ankerplatten mit mehr oder weniger unvollständigem Bügelende. Bei Fig. 11 ist jederseits ein Loch weggefallen. 370 : 1.

Fig. 12. Ankerplatte bei der am Bügelende jederseits 2 Löcher fehlen und die daher den Platten von *Labidoplax* (besonders *buskii*) sehr ähneln. 370 : 1.

Fig. 13. Schnallenförmiger Kalkkörper der Körperwand. 440 : 1.

Fig. 14. Umriß eines Fühlers. Nach dem Leben gezeichnet. WINKEL Obj. 5, Ok. 1. Man sieht einen Teil des Kalkringes, den gelappten Umriß, innerhalb desselben den Tentakelkanal. Auf dem Fühler die einzige Sinnesknospe.

### Tafel 22.

Die Figg. 1—8 beziehen sich auf *Leptosynapta bergensis*, 9—12 auf *L. inhaerens* und 13—15 auf *L. minuta*.

Fig. 1. Sinnesknospe der Fühler in erhöhter Stellung. ZEISS Apochr. 2,5, Wasserimm. Komp.-Ok. 4. 240 : 1.

Fig. 2. Eine Sinnesknospe bei stärkerer Vergrößerung. Man sieht das Grübchen mit den im Leben bewegten Geißeln nebst ihren Basalkörnern, ferner die eingestülpte Schicht der Epidermis (*e*) und die knospen-

förmige Gruppe der Sinneszellen (*k*). ZEISS homog. Imm.  $\frac{1}{18}$ , Komp.-Ok. 4. 430:1.

Fig. 3 u. 4 zeigen Querschnitte des rechten der beiden Fühler des mittlern dorsalen Interradius. In Fig. 4 sind die einzelnen Teile bezeichnet: *k* Sinnesknospen, *n* Tentakelnerv mit Ästen zu den Wassergefäßästen (*f*) der Fühlerfinger, *t* muskulöse Wand des Tentakelgefäßes. *a* ist der Querschnitt des an der linken Seite verlaufenden Ausführungsganges der Geschlechtsorgane. In Fig. 3, die einen ganz nahe der Spitze des Fühlers gelegten Schnitt wiedergibt, sieht man das Ende des Geschlechtskanals, der seitlich ausmündet. ZEISS Apochr. 16, Komp.-Ok. 8. 65:1.

Fig. 5. Der Ausführungsgang der Geschlechtsorgane im Fühler zwischen Nerv (*n*) und äußerem Epithel (*r*) im Bindegewebe, etwas stärker vergrößert. Man erkennt die starke Bewimperung. ZEISS Apochr. 2,5, Wasserimm. Komp.-Ok. 4. 240:1.

Fig. 6. Radial- und Interradialglied des Kalkringes, ersteres ist für den Radialnerven durchlocht. Leicht angelegt sind der zugehörige Fühler und Teile der seitlichen Fühler. Man sieht den zwischen den Gliedern gebildeten Sattel für den Fühler. ZEISS Apochr. 16, Komp.-Ok. 4. 35:1.

Fig. 7 zeigt einen Teil eines Querschnittes durch die vordere Körperregion in Höhe des Kalkringes. *fa* Fühlerampulle, *r* Kalkring, *v* Fühlerventil, *d* die regelmäßig angeordneten Schlunddilatoren, *o* Ösophagus mit innem Epithel. ZEISS Apochr. 16, Komp.-Ok. 4. 35:1.

Fig. 8. Äußere Schichten des Vorderdarmes, stärker vergrößert. *ib* inneres Bindegewebe, *n* Nervenlage (mit einem Nerv zum innern Epithel hin), *rm* Ringmuscularis, *lm* Längsmuskelfasern in der schwach ausgebildeten äußern Bindegewebsschicht, *cc* Kerne des Cölomepithels. ZEISS Wasserimm. Apochr. 2,5, Ok. 8. 460:1.

Fig. 9. Teil eines Querschnittes durch den Fühler einer *L. inhaerens*, der den Ausführungsgang der Geschlechtsorgane (*a*) zeigt. Drüsen und Wimpern sind zu erkennen. *c* äußeres Epithel, *t* angeschnittene Tastpapille desselben mit Drüsen, *k* Sinnesknospe, *b* Bindegewebe, *n* Tentakelnerv, *m* Muskelschicht des Fühlerwassergefäßes und inneres Epithel. 147:1.

Fig. 10. Nach mehreren Schnitten kombiniertes Bild einer Tastpapille (nicht mit dem Zeichenapparat gezeichnet). Man sieht die zentralen Sinneszellen und die meist peripheren Drüsenzellen mit Ausführungsgang und basalem Fortsatz, der in das Ganglion läuft. Das letztere zeigt seine subepitheliale und den zentralen Verbindungsnerven.

Fig. 11. 2 Tastpapillen; die Ganglien durch subepitheliale Nerven unmittelbar verbunden. ZEISS Obj. DD, Ok. 2. 280:1.

Fig. 12. Eine große flaschenförmige Drüse aus der Körperwand. 500:1.

Fig. 13. Sinnesgrube der Körperwand von *Leptosynapta minuta* hinter den Fühlern. 680:1.

Fig. 14. Interradial- und Radialglied (rechts) des Kalkringes. 225:1.

Fig. 15. Schnitt durch die Körperwand in einem Radius. Man sieht den in die Leibeshöhle vorspringenden Längsmuskel, nach außen davon die nur aus einer einfachen Lage getrennter Fasern bestehende Ringmuskelschicht und dann, von Bindegewebe umgeben, den ovalen Querschnitt des Radiärnerven mit der Scheidewand seiner beiden „Bänder“. In dem innern Band sieht man eine kleine Gewebsmasse mit den „äußern Längsmuskelfasern“, den Rudimenten des betreffenden Radiärkanals.

Fig. 16. Schema des Zentralnervensystems im medianen Längsschnitt. Man sieht den Ringnerven, einen Radialnerven (mit äußerem und innerem Band und Statocyste), die Nervenlage des Mundfeldes, den hohlzylinderförmigen Darmnerven, die Tentakelnerven, den Kalkring und auf der einen Seite den Wassergefäßring.

### Tafel 23 und 24.

Die Abbildungen dieser beiden Tafeln sind durchnummeriert. In allen Figuren sind die verschiedenen bekleidenden Epithelien durch verschiedenfarbige Konturen kenntlich gemacht. Es bedeutet:

schwarz: das Cölomepithel,  
rot: das Cölomepithel des problematischen Kanals,  
grün: das Epithel des Wassergefäßsystems,  
blau: das Epithel der Geschlechtsschläuche und des Ausführungsganges,  
gelb: das innere Epithel des Verdauungsrohres,  
grau angelegt ist die Füllmasse zwischen diesen begrenzenden Epithelien, also der Masse nach vorwiegend Bindegewebe,  
rot angelegt ist die Genitale und die mesenteriale und antimesenteriale Lacune,  
rosa angelegt sind halblacunäre Stellen der Bindesubstanz (Nebenlacune).

Ferner bedeutet: *d* Darm bzw. Ösophagus, *s* Genitalsinus, *sk* Steinkanal, *rk* Ringkanal, *m* dorsales Mesenterium, *gb* Geschlechtsausführungsgang—Geschlechtsbasis, *gs* Geschlechtsschlauch, *ng* Nebenraum der Geschlechtsbasis, *r* Radiärmuskel, *kw* Körperwand.

Fig. 1—7 und Fig. 8—17 bilden zusammengehörige Reihen. Alle Figuren von 1—17 sind nach Präparaten von *Leptosynapta inhaerens* mit dem Zeichenapparat entworfen, Fig. 18 bezieht sich auf *L. bergensis*. Fig. 1—7 und 14—17 38:1, Fig. 8—13 81:1 und Fig. 18 66:1.

Zur Orientierung über die gegenseitige Lage der abgebildeten Schnitte mögen folgende Angaben dienen:

Fig. 1	liegt	100 $\mu$	vor	Fig. 2,
Fig. 2	„	40 $\mu$	„	Fig. 3,
Fig. 3	„	60 $\mu$	„	Fig. 4,
Fig. 4	„	120 $\mu$	„	Fig. 5,
Fig. 5	„	600 $\mu$	„	Fig. 6,
Fig. 6	„	100 $\mu$	„	Fig. 7.

Schnittdicke 20  $\mu$ .

Fig. 9	ist der	12. Schnitt	hinter	Fig. 8,
Fig. 10	" "	6.	" "	Fig. 9,
Fig. 11	" "	7.	" "	Fig. 10,
Fig. 12	" "	14.	" "	Fig. 11,
Fig. 13	" "	7.	" "	Fig. 12,
Fig. 14	" "	31.	" "	Fig. 13,
Fig. 15	" "	9.	" "	Fig. 14,
Fig. 16	" "	24.	" "	Fig. 15,
Fig. 17	" "	246.	" "	Fig. 16.



*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Entwicklung der äußern Körperform des Alpensalamanders (*Salamandra atra* Laur.).

Von

Dr. med. **Hans Wunderer** in Lienz (Tirol).

Mit Tafel 25—33.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung . . . . .	368
Geschichtlicher Rückblick . . . . .	370
Eigne Untersuchungen . . . . .	371
I. Technische Mitteilungen . . . . .	371
II. Spezielle Untersuchungen . . . . .	377
1. Allgemeine Vorbemerkungen. Das Ovarialei; die un- befruchtete und befruchtete Eizelle . . . . .	377
2. Der Furchungsprozeß . . . . .	379
3. Der Gastrulationsprozeß . . . . .	384
4. Die Embryonalstadien vom Auftreten der Rückenrinne bis zum Schluß des Medullarrohres . . . . .	389
5. Die Embryonalstadien vom Schluß des Medullarrohres bis zum Auftreten der ersten Kiemenfurche . . . . .	391
6. Die Embryonen vom Auftreten der ersten Kiemenfurche bis zum Erscheinen der äußern Kiemen . . . . .	392
7. Die Embryonalstadien vom Auftreten der äußern Kiemen bis zum Erscheinen der hintern Extremitäten (bis zum Ausschlüpfen der Larve) . . . . .	393
8. Die Umgestaltungen der Larven vom Auftreten der hin- tern Extremitäten (vom Ausschlüpfen) bis zum voll- ständigen Verlust der äußern Kiemen (bis zur Geburt) . . . . .	397
Zusammenfassung . . . . .	400
Schlußwort . . . . .	402

### Einleitung.

Als Mediziner und Assistent an der Lehrkanzel für Histologie und Embryologie zu Innsbruck sammelte ich seinerzeit hauptsächlich zu Demonstrationszwecken unter anderm Embryonen von Amphibien. Über deren Lebensweise suchte ich mich in BREHM's Tierleben zu unterrichten, dessen Ausführungen mir den Alpensalamander als ein günstiges Untersuchungsobjekt erscheinen ließen; namentlich die Angabe, daß alle Eier von *Salamandra atra* befruchtet werden sollten und ein Teil der in einem Uterus sich vorfindenden Eier in verschiedenem Grade entwickelt angetroffen würde, ließen erwarten, daß die Untersuchung der ersten Entwicklungsvorgänge kaum auf namhafte Schwierigkeiten stoßen würde. Wie enttäuscht war ich aber, stets nur ein Ei in Entwicklung begriffen zu finden! Dieser den eben erörterten Angaben widersprechende Befund und der Umstand, daß sich die Embryonen wegen des Mangels an Pigment und wegen des relativ geringen Dottergehaltes als günstiges Untersuchungsobjekt erwiesen, brachten in mir den Entschluß zur Reife, die Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders zu bearbeiten, zumal keine namhaften Untersuchungen hierüber vorlagen. Die biologischen Fragen, welche mit der Fortpflanzung, der Trächtigkeitsdauer, der Befruchtung usw. zusammenhängen, habe ich in meiner Abhandlung über die Biologie und Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders (1909) behandelt; dort habe ich auch mitgeteilt, wie ich die Schwierigkeiten, welche beim Einsammeln des Embryonenmaterials im Wege stehen, überwinden konnte. Nur der großen Häufigkeit des Molches ist es zu danken, daß es überhaupt gelang, ein ausreichendes, nahezu lückenloses Embryonenmaterial dieses Urodels zu beschaffen. Während z. B. ein einziger Frosch oder wenige Tritonen genügen, Hunderte von Embryonen zu gewinnen, findet man bei *Salamandra atra*, deren Weibchen höchstens alle 3 Jahre zur Fortpflanzung schreiten und nur etwa  $\frac{1}{3}$  der Zahl der Männchen ausmachen, im denkbar günstigsten Falle (d. i. unmittelbar nach vollendeter Fortpflanzungszeit) unter 9 erwachsenen Salamandern im Durchschnitt ein einziges Weibchen vor, das 2 noch in der Hülle befindliche Embryonen enthält. Solche junge Embryonen dieses kostbaren Untersuchungsmaterials konnte ich bisher etwas über 650 Stück einsammeln; ich benötigte hierzu die Weibchen, welche aus mehr als 9000 Salamandern ausgewählt waren; diese große Zahl war deshalb notwendig, weil die günstigsten Umstände, die

mir lange Zeit verborgen blieben, eben nur in den seltensten Fällen zutreffen. Müßte man sich eine so ungeheure Menge von Alpensalamandern durch Tierhandlungen beschaffen, wo das Stück oft kaum unter 1 M. erhältlich sein dürfte, so wäre hierzu ein ganz ansehnliches Kapital nötig; die Tiere würden aber in so großer Zahl dort kaum aufzutreiben sein und jedenfalls eine noch viel geringere Embryonenausbeute liefern.

Von einer mikroskopischen Untersuchung des innern Baues der Embryonen des Alpensalamanders mußte ich in meiner gegenwärtigen Stellung als praktischer Arzt in den meisten Fällen vorläufig absehen; ich hoffe aber doch einmal die nötige Zeit und Muße hierzu zu finden, den Befruchtungs-, Furchungs- und Gastrulationsprozeß und die Mesodermbildung in Schnittserien mikroskopisch untersuchen zu können.

Es behandelt also die vorliegende Arbeit die während der Embryonalentwicklung auftretenden, äußerlich sichtbaren Veränderungen, kurz die Entwicklung der äußern Körperform des Alpensalamanders. Es wäre hierbei leicht, die bei *Triton* und Axolotl von VAN BAMBEKE (1880, p. 314 ff.; vgl. auch KEIBEL, 1902, p. 62 ff.) vorgenommene Stadieneinteilung auch auf *Salamandra atra* der Hauptsache nach zu übertragen; allein nach meinem Empfinden ist diese Einteilung nicht konsequent durchgeführt, indem äußerlich auffallend verschiedene Embryonalstadien mitunter als ein einziges Stadium zusammen gefaßt werden (z. B. die in Furchung befindlichen Embryonen als 2., die in Gastrulation befindlichen Embryonen als 3. Stadium), andererseits Embryonen einer Entwicklungsphase in mehrere Stadien zergliedert werden. Noch weniger natürlich läßt sich die von SCHWALBE (1896) auf biologischer Grundlage vorgenommene Einteilung der Embryonen von *Salamandra atra* in nur 3 Embryonalstadien (vgl. meine Abhandlung 1909, p. 25) in einer morphologischen Arbeit verwenden, dies um so weniger, als z. B. die gerade ausgeschlüpften Embryonen durchaus nicht immer von derselben Ausbildung sind und die Larven, welche noch im Dotterbrei liegen, sich in nichts von solchen unterscheiden, welche diesen gerade aufgezehrt haben.

Von einer Einteilung in Stadien im Sinne VAN BAMBEKE's sehe ich ab; wo es not tut, einen Embryo von bestimmter Ausbildung kurz zu bezeichnen, wird dies auf Grund der Tafelabbildungen vorgenommen.

An dieser Stelle sei es mir auch gestattet, meinem Bruder, stud. med. WILHELM WUNDERER, der mir beim Einsammeln von Salamandern behilflich war, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

### Geschichtlicher Rückblick.

Obwohl sich zahlreiche Autoren mit dem Alpensalamander beschäftigt haben, sind unsere Kenntnisse über dessen Embryonalentwicklung doch äußerst spärliche geblieben. Zwar haben sich schon v. SCHREIBERS (1833) und CZERMAK (1843) mit der Keimesgeschichte von *Salamandra atra* beschäftigt; doch ist ersterer nur mit einer kurzen Bemerkung, daß die Entwicklungsstadien von *Salamandra maculosa* und *S. atra* dieselben seien, in die Öffentlichkeit getreten. Diese Angabe ist allerdings insofern richtig, als beide Species vom allgemeinen Entwicklungstypus der Urodelen nicht abweichen, im Sinne der Embryologen trifft sie aber keinesfalls zu. Auch CZERMAK hat keine eingehenden Veröffentlichungen, meines Wissens wenigstens, über diesen Gegenstand hinterlassen, obwohl er die Absicht, die Keimgeschichte des Alpensalamanders zu bearbeiten, ausgesprochen und sich die Bearbeitung dieses Themas vorbehalten hatte (1843, p. 11). Abbildungen von Larven bzw. von Embryonen unseres Molches sind sehr spärlich geliefert worden.

Die ersten Abbildungen älterer Larven scheint VAN DER HOEVEN (1840, fig. 6 u. 7), den CZERMAK mit Material versehen hatte, gegeben zu haben; allerdings scheint CZERMAK (und wohl auch v. SCHREIBERS) Zeichnungen demonstriert zu haben, die aber den Weg in die Öffentlichkeit nicht fanden. Später lieferte v. CHAUVIN (1877, tab. 22, fig. 4) eine Abbildung einer ältern, mit sehr langen Kiemen versehenen Larve. Auch KAMMERER (1904, fig. 1) hat eine ältere Larve abgebildet.

Von Abbildungen junger, noch in der Eihülle befindlicher Embryonen sind mir nur 2 von K. v. KUPFFER (1905, p. 154, fig. 174) bekannt geworden; sie betreffen ein Embryonalstadium mit Medullarfalten.

Ziemlich umfangreich ist die biologische Literatur, die ich in meiner Abhandlung über die Biologie und Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders (1909) eingehend berücksichtigt habe. Eine morphologische Bearbeitung fanden die Embryonen und Larven des Alpensalamanders selten: v. KUPFFER (1885, p. 475 u. 476) beschreibt zwei Embryonalstadien vom Alpensalamander, eines mit Medullarplatte, ein anderes, dessen Medullarwülste in ihrer ganzen Länge in Berührung getreten waren. CLEMENS (1895) hat den Kiemen des Alpensalamanders seine Aufmerksamkeit geschenkt, HOCHSTETTER (1888, 1894, 1903) hat Embryonen von *Salamandra atra* als Untersuchungsobjekt für die Gefäß- und Herzentwicklung verwendet; auch GREIL (1906) haben Embryonen vom Alpensalamander



neben solchen von *Triton* usw. zur Untersuchung der Kiemen gedient; ich selbst habe der Entwicklung der Giftdrüsen (1908) meine Aufmerksamkeit geschenkt und habe auch anlässlich der biologischen Veröffentlichung (1909) einige entwicklungsgeschichtliche Daten geliefert.

## Eigne Untersuchungen.

### I. Technische Mitteilungen.

Die Fundorte und die Größe des untersuchten Materials von *Salamandra atra* habe ich bereits andernorts ausführlich mitgeteilt (1909, p. 62). Seitdem habe ich noch etwas mehr als 250 Embryonen des 1. SCHWALBE'schen Stadiums von Alpensalamandern, welche in der Galitzenklamm bei Lienz eingefangen wurden, eingesammelt.

Für das rationelle Einsammeln von Embryonen des schwarzen Salamanders ist die Kenntnis seiner Fortpflanzungszeit und seiner Trächtigkeitsdauer erforderlich; wer sich an die bisher zu Recht bestehenden Angaben hält, daß *Salamandra atra* zwanglos während der ganzen wärmern Jahreszeit sich fortpflanzt und ein Weibchen das Fortpflanzungsgeschäft in einem Jahre mehrmals besorgen kann, wird Enttäuschungen erleben und zwecklos Hunderte von Weibchen opfern. Wie alle einheimischen Urodelen ist auch der Alpensalamander an eine Fortpflanzungszeit gebunden, und zwar beginnt diese in den tiefsten Standorten (bei etwa 1000 m Seehöhe) gegen Ende Mai und dauert über die Mitte des Juni; in höhern Verbreitungsgebieten (in der Alpenregion etwa bei 1700 m Seehöhe) beginnt *Salamandra atra* erst Ende Juni oder anfangs Juli sein Fortpflanzungsgeschäft, in noch höhern Regionen selbstverständlich noch später. Das 1. SCHWALBE'sche Entwicklungsstadium (d. i. vom Beginn der Entwicklung bis zum Verlassen der Hülle) durchläuft der Salamander je nach den Witterungsverhältnissen etwa in 6—8 Wochen; es ist dies zu wissen wichtig, weil es die Embryologen ja doch meistens auf junge Embryonalstadien abgesehen haben. In den tiefsten Verbreitungsbezirken erreichen die Embryonen im 1. Jahre höchstens die Länge von durchschnittlich 25 mm, in welcher Größe sie im Frühjahr des folgenden Jahres angetroffen werden; in der Alpenregion findet man die einmal intrauterin überwinterten Larven zu Beginn des Frühlings erst etwa 16—18 mm lang vor; bis zum Herbst des 2. Jahres erreichen die Larven in

der Montanregion eine mittlere Länge von etwa 40 mm, in welcher Größe sie noch im Frühjahr des 3. Jahres, also nach einer 2. intrauterinen Überwinterung, gefunden werden. Erst im Laufe des Frühjahrs und Sommers des 3. Jahres findet in der Montanregion die Geburt der Larven statt. In der Alpinregion werden wenigstens vielfach die Larven erst nach einer 3. Überwinterung, also im 4. Trächtigkeitsjahre, geboren. Ausführlicher habe ich diese interessanten Eigentümlichkeiten des Alpensalamanders in der biologischen Abhandlung (1909) bereits mitgeteilt, auf die ich auch betreffs der Unterschiede verweise, welche Weibchen der einzelnen Trächtigkeitsepochen bieten (p. 63).

Im Folgenden mache ich den Versuch, die Zeiten, in welchen in der Montan- und Alpinregion Embryonen von bestimmter Länge und Ausbildung in der Regel angetroffen werden, übersichtlich mitzuteilen; die eingeklammerten Zahlen geben an, im wievielten Jahre die Weibchen hierbei trächtig sind.

Embryonen	Montanregion ca. 1000 m	Alpinregion ca. 1800 m
bis Schluß des Medullarrohres	Ende Mai bis Ende Juni (1.)	Ende Juni bis Ende Juli (1.)
bis zum Ausschlüpfen	Mitte Juni bis Anfang August (1.)	Ende Juli bis Ende August (1.)
von 9—20 mm Länge	Ende Juli bis Herbst (1.) Frühling (2.)	Ende August bis Herbst (1.) Frühjahr bis Anfang Juli (2.)
von 20—30 mm Länge	Herbst (selten) (1.) Frühjahr bis Ende Juni (2.)	Anfang bis Ende Juli (2.)
von 30—40 mm Länge	Mitte Juni bis Anfang September (2.)	Anfang August bis Herbst (2.) Anfang des Frühjahrs (3.)
von 40—45 mm Länge	Herbst (2.) Frühjahr bis Juli (3.)	Frühjahr bis Spätsommer (3.)
von 45—50 mm Länge	Juni und Juli (3.)	Frühjahr bis Herbst (3. u. 4.)
über 50 mm Länge	—	Frühjahr bis Herbst (3. u. 4.)

Da die Weibchen nach der Geburt zweier Larven meist 1 Jahr lang nicht mehr trächtig werden, schreitet in der Montanregion höchstens  $\frac{1}{3}$ , in der Alpinregion  $\frac{1}{4}$  der geschlechtsreifen Weibchen zur Fortpflanzung; es verringern sich somit die Aussichten auf reiche Embryonenausbeute mit steigender Höhe der Standorte.

Schwierigkeiten bietet, wie aus vorstehender Tabelle ersichtlich ist, das Einsammeln von bereits ausgeschlüpften Larven kaum, wenn nur einigermaßen ausgiebige Fundorte zur Verfügung stehen. Eine

vollkommene Serie junger, noch in der Hülle befindlicher Stadien zu erhalten, ist hingegen außerordentlich schwer; namentlich junge Furchungsstadien, die natürlich in kürzester Zeit ihr Aussehen verändern, trifft man relativ sehr selten; so hatte ich z. B. noch im Vorjahre, nachdem ich schon über 400 junge Embryonalstadien eingesammelt hatte, vom Viererstadium ab eine große Lücke, die ich erst im laufenden Jahre nach emsigem Suchen einigermaßen ausfüllen konnte. Um eine möglichst geschlossene Serie der verschiedenen Embryonalstadien einzusammeln, darf der Beginn der Fortpflanzungszeit nicht versäumt werden; Weibchen mit jungen Embryonalstadien können, sofern junge Stadien schon genügend konserviert sind oder nur ältere benötigt werden, in ein Terrarium gegeben werden, wo sich die Embryonen selbstredend weiter entwickeln; bei gewöhnlicher Zimmertemperatur durchlaufen sie in 3—4 Wochen das 1. SCHWALBE'sche Stadium, also in nahezu der halben Zeit, deren sie im Freien bedürfen. Wenn es gelingt, schon zu Beginn der Fortpflanzungszeit Weibchen in genügender Zahl einzufangen, braucht man nur alle 2—3 Tage einigen Tieren die Embryonen zu entnehmen; handelt es sich um bestimmte Embryonalstadien, so müssen hin und wieder Proben entnommen werden, bis das gewünschte Stadium vorhanden ist.

Es müßte auch gelingen, Embryonen in genügender Zahl zu erhalten, wenn man sämtliche Weibchen bis zu einer neuerlichen Trächtigkeitsperiode, deren Beginn ohne viel Schwierigkeiten an der Gelbfärbung der Bauchseite der Weibchen festgestellt werden könnte, womöglich in Freilandterrarien halten würde. Auch ließen sich Embryonalstadien, die den Weibchen entnommen werden und die gewünschte Ausbildung noch nicht erreicht haben, wie ich meine, ohne sonderliche Schwierigkeiten unter Verhältnissen, wie sie für die Aufzucht der *Triton*-Embryonen erforderlich sind, aufziehen; es liegen hierüber auch schon positive Resultate von KAMMERER (1903) vor.

Den dekapitierten Weibchen, deren Gehirn und Rückenmark mittels eines dünnen Drahtes zerstört wird, wird mit einer Schere Brust- und Bauchwand bis zur Cloake median durchtrennt, so daß der Genitaltract übersichtlich vorliegt. An trächtigen Weibchen bietet dieser ein mannigfaltiges Bild, das zu kennen für das Einsammeln der jüngern Embryonalstadien sehr wichtig ist. In dem jüngsten bisher beobachteten Falle fand sich im dünnen Eischlauch (vgl. meine Abhandlung 1909, p. 77), wenige Centimeter von dessen caudalem Ende entfernt, ein von einer starken Gallert-hülle umgebenes Ei; die übrigen Eier waren zum geringen Teil in



der Bauchhöhle, zum größten Teil noch im Ovarium. Ein solches Ei ist offenbar noch nicht befruchtet. Im einem andern Falle hatten je 2 Eier den caudalen Abschnitt des Eischlauches erreicht, die übrigen Eier lagerten, wie es im ersten Falle beobachtet wurde; am ersten dieser Eier dürfte wohl die Befruchtung schon stattgefunden haben. In den Fällen, welche etwas älter als die eben beschriebenen sind, findet sich das Embryonalei auch noch durchgehends am caudalen Ende des Eischlauches vor, etwas in den Endabschnitt des Oviducts, welcher die Spermatazoen enthält, hineinragend; die Embryotroph-eier, deren vorderste auch umhüllt sein können, liegen meist einzeln hintereinander, den ganzen Eischlauch ausfüllend. Die in 13 derartigen Oviducten vorgefundenen Embryonalstadien waren in 8 Fällen noch unentwickelt, in 2 Fällen waren 1., in 2 weiteren Fällen 2. Furchungsstadien vorhanden; nur in einem Falle war das Embryonalstadium in der Furchung bereits sichtlich vorgeschritten.

Nachdem der Oviduct, wie es scheint, längere Zeit schlauchförmig geblieben, bildet sich erst der Uterus allmählich aus, indem vorwiegend das caudale Ende des Eischlauches von den vorrückenden Eiern erweitert wird. In 23 noch nicht vollkommen ausgebildeten Uteri fand ich 4 erste, 3 zweite, 2 dritte und 3 vierte Furchungsstadien vor; die übrigen 11 Embryonalstadien waren in der Furchung mehr oder weniger weit vorgeschritten. Man trifft somit in noch schlauchförmigen Oviducten meist ungefurchte Eier an, während in Ausbildung begriffene Uteri, soweit bisher beobachtet, ausschließlich Furchungsstadien und zwar vorwiegend jüngere enthalten. Auch in derartigen Oviducten traf ich das Embryonalei noch stets an erster Stelle an; erst in vollkommen ausgebildeten Uteri fand ich mitunter vor dem Embryonalei Embryotropheier und zwar um so häufiger, je weiter der Embryo in seiner Entwicklung vorgeschritten war. Die jüngsten Embryonalstadien, welche ich in einem ausgebildeten Uterus angetroffen habe, waren weiter vorgeschrittene Furchungsstadien.

Die 2 Embryonen eines Weibchens stehen fast immer auf nahezu derselben Entwicklungsstufe; nur mitunter trifft man geringe Differenzen an, z. B. neben einem Achterstadium ein Vierer- oder Sechzehnerstadium.

Nach Eröffnung des Uterus oder Eischlauches gelingt es leicht, das Ei samt seiner Hülle herauszuholen. Handelt es sich um jüngere Embryonalstadien, die sich noch nicht bewegen, so bringe ich den Embryo samt seiner Hülle vermittle einer entsprechend weiten Pipette



auf einige Stunden in die Fixierungsflüssigkeit. Von der Hülle, die man mit einer Pinzette leicht fassen kann, wird dann ein Stück, das für das Austreten des Embryos genügt, ausgeschnitten; der von der Hülle befreite Embryo wird dann beliebig lange weiter fixiert. Benützt man zur Herausnahme des Eies aus dem Uterus eine Pinzette, so wird mitunter hierdurch die Hülle verletzt, so daß dann in der Konservierungsflüssigkeit eine Zusammenziehung derselben erfolgt und der Embryo bei Loslösungsversuchen meistens verloren geht. Zeigen die Embryonen bereits Eigenbewegungen, so übertrage ich das Ei mit einer Pinzette aus dem Uterus in eine mit Wasser gefüllte Glasschale und schneide, ohne das Ei früher loszulassen, in die Hülle ein Loch, durch das der Embryo in der Regel ohne Schwierigkeiten austritt; hierauf setze ich dem Wasser etwas Fixierungsflüssigkeit zu, um den Embryo abzutöten, und übertrage ihn dann vermittels einer Pipette in die Fixierungsflüssigkeit. Ältere bereits ausgeschlüpfte Larven müssen im Wasser von der oft noch anhaftenden Hülle und von anhaftendem Dotter befreit werden und können dann sofort in die Konservierungsgemische übertragen werden.

Als Fixierungsflüssigkeiten ließ ich vorwiegend ein Chromsäure-Eisessig-Sublimatgemisch und ein Sublimat-Eisessig-Formolgemisch etwa 12 Stunden auf die Embryonen einwirken. Erstere Fixierungsflüssigkeit (konzentrierte Sublimatlösung 100,0, 0,5%ige Chromsäurelösung 100,0, Eisessig 2,0) wurde von GRÖNROOS (1895) zur Konservierung junger Embryonalstadien des gefleckten Salamanders mit gutem Erfolg angewandt und für diesen empfohlen; sie konserviert auch Embryonen von *Salamandra atra* vorzüglich und erlaubt durch die verschiedene Färbung des Dotters (grünlich) und des Protoplasmas (gelblich) eine deutliche Abgrenzung beider Bestandteile. Aus dem Fixiergemisch übertrug ich die Embryonen zuerst meist in 8%iges Formalin und erst dann, nachdem zahlreiche Embryonen gesammelt waren, allmählich bis 96% steigenden Alkohol, in welchem sie aufbewahrt wurden; dem 70%igen Alkohol wurde Iod zugesetzt. Ich habe durch die Einschaltung von Formalin, zu der ich wegen Zeitmangel gezwungen war, keine Nachteile beobachtet.

Auf die Mischung von Sublimat-Eisessig-Formol (konzentrierte Sublimatlösung 100,0, Eisessig 2,0, Formalin 10,0) hat mich Herr Prof. HOCHSTETTER in Wien freundlichst aufmerksam gemacht, der sie zur Konservierung von Embryonen des Alpensalamanders bereits mit sehr

gutem Erfolge angewendet hatte. Die mit dieser Flüssigkeit behandelten Embryonen stechen den mit Chromsäuregemischen konservierten gegenüber durch ihre natürliche Farbe sehr vorteilhaft ab. Die weitere Behandlung erfolgte ohne Verwendung von Formalin in der im übrigen bereits mitgeteilten Weise.

Für bereits ausgeschlüpfte Embryonen läßt sich jedes beliebige Fixiergemisch mit gutem Erfolg anwenden; jüngere, namentlich mit großen Hohlräumen versehene Embryonalstadien (Blastula, Gastrula) zeigen aber mitunter in sonst erprobten Gemischen, z. B. FLEMMING'scher und ZENKER'scher Flüssigkeit, Schrumpfungen, die ich bei Verwendung der früher erwähnten Methoden bisher nie beobachten konnte.

Die hellfarbigen Embryonen wurden in einer Schale, die meist mit schwarzem Wachs (ich verwende hierzu die schwarzen Wachs-täfelchen, welche als Träger für künstliche Zähne benutzt werden) ausgekleidet war, in der Aufbewahrungsflüssigkeit photographiert; auch ältere, stark pigmentierte Larven wurden nach Fixierung in Chromsäure auf dunklem Untergrunde aufgenommen; es ließ sich infolge der durch die Chromsäure erfolgten Färbung eine getreue und detaillierte Wiedergabe der Larven erzielen, die nur in bezug auf die Tiefe der Pigmentierung vom wirklichen Aussehen abwich. Nur bei Aufnahmen geburtsreifer Larven, deren Pigmentierung sehr weit vorgeschritten war und deren Kiemen bereits geschwunden waren, wurde ein weißer Untergrund benutzt. Die Aufnahmen bei 10- und 15facher Vergrößerung erfolgten im direkten Sonnenlichte unter Verwendung von Spiegeln und erforderten nach Umständen bei kleinster Blende eine Belichtungszeit von  $\frac{1}{4}$ —5 Minuten. Aufnahmen bei schwächeren Vergrößerungen und in natürlicher Größe wurden bei zerstreutem Tageslichte bewerkstelligt.

Die jüngsten Embryonalstadien und einige Köpfe älterer Embryonen wurden 15fach, ältere Stadien, die noch in der Hülle sich vorfanden, 10fach vergrößert; noch ältere wurden bei  $2\frac{1}{2}$ facher Vergrößerung bzw. in natürlicher Größe aufgenommen. Es waren hierbei ganz unbedeutende Größendifferenzen der Figuren bei meinen primitiven Einrichtungen unvermeidlich, so daß z. B. eine Figur, die als 15fach vergrößert bezeichnet wird, mitunter 14,9fach oder 15,1fach vergrößert ist, zumal ja geringe Größendifferenzen schon durch die verschieden hohe Einstellung bedingt sein können. Die in die Augen springenden Größendifferenzen gleich stark vergrößerter Figuren (z. B. Fig. 40 u. 42) sind nicht das Resultat der eben er-

wähten unvermeidlichen Fehler, sondern haben ihren Grund in wirklich vorhandenen Größenunterschieden der einzelnen Embryonen.

Als photographischer Apparat diente mir eine Landschaftskamera  $9 \times 12$ , die an einem eisernen Gestelle, welches mir nach meinen Angaben ein Schlosser angefertigt hatte, beliebig verschoben werden konnte. Nach Entfernung des Objektivs konnte eine Vorrichtung angebracht werden, welche die Firma C. REICHERT in Wien mir nach meinen Angaben angefertigt hatte, vermittels welcher der photographische Apparat sowohl in Verbindung mit dem Mikroskop als auch ohne diesem unter Verwendung von mikroskopischen Objektiven gebraucht werden konnte. Als Objektiv diente mir in nahezu allen Fällen das Mikropolar F:4 von C. REICHERT.

Handelte es sich um Aufnahme von Objekten bis zur Länge von etwa 10 mm, so wurde eine mikrophotographische Aufnahme gemacht (Fig. 1—114); bei Objekten von größeren Dimensionen wurde die Aufnahme unter Verwendung des Mikropolars ohne Mikroskop vorgenommen (Fig. 115—139).

Zur Aufnahme verwendete ich fast ausnahmslos farbenempfindliche, lichthofffreie Bromsilberplatten.

Die fertiggestellten Negative, welche meist mit Rodinalentwickler hervorgerufen wurden, dienten der Firma OBERNETTER in München zur Anfertigung der beiliegenden Tafeln in Crayondruck, auf dessen Verwendbarkeit mich Herr Prof. G. POMMER in Innsbruck in dankenswerter Weise aufmerksam gemacht hat.

### Spezielle Untersuchungen.

#### 1. Allgemeine Vorbemerkungen. Das Ovarialei; die unbefruchtete und befruchtete Eizelle.

Die Eier eines Ovariums von *Salamandra atra*, welche im ausgebildeten Zustande an Größe vollkommen den bereits abgelösten unbefruchteten und befruchteten Eizellen und den mit wenigen Furchen versehenen Embryonalstadien gleichen, weisen unter sich beträchtliche Unterschiede in ihren Dimensionen auf, sind aber im übrigen von gleicher Ausbildung; sie zeigen z. B. alle gleichzeitig am animalen Pol den großen bläschenförmigen Kern, den ich erst an Ovarialeiern solcher Weibchen vermißte, in deren Oviduct bereits Eier eingetreten waren. Die Unterschiede der ursprünglich unter sich gleichwertigen Eier bilden sich erst im Uterus dadurch aus,



daß nur das erste Ei oder die ersten 2—4 Eier (die Eier des ersten Geleges) eine Gallerthülle empfangen (umhüllte Eier), während die später eintretenden keine solche Hülle erhalten, sondern nackt bleiben (nackte Embryotropheier); es findet sich höchstens zwischen diesen spärliche Gallerte vor. Aber auch von den umhüllten Eiern, sofern mehrere vorhanden sind, zeichnet sich das vorderste durch seine stärkere und weitere Hülle vor den übrigen aus. Ein prinzipieller Unterschied bildet sich zwischen diesen aber erst dann aus, wenn sie den caudalen Abschnitt des Eischlauches erreicht haben und das erste Ei zum Teil in das Bereich der SIEBOLD'schen Schläuche gekommen ist. Das erste Ei wird befruchtet, die dahinter gelegenen bleiben unbefruchtet (Embryonalei, umhüllte Embryotropheier). Nur der Inhalt des Embryonaleies, der allein eine Entwicklung durchmacht, und die später aus der Hülle geschlüpften Larven bilden den Gegenstand folgender Untersuchung; umhüllte und nackte Embryotropheier bleiben unbefruchtet und zerfallen, letztere früher, zu einem Dotterbrei, der dem Embryo nach dessen Ausschlüpfen als Nahrung dient. Die Eizelle, welche später eine Entwicklung durchmacht, ist also, solange das erste Ei den caudalen Abschnitt des Eischlauches noch nicht erreicht hat, unbefruchtet.

Die unbefruchtete Eizelle unterscheidet sich außer durch ihre Lage äußerlich in nichts von den befruchteten Eizellen, die stets am caudalen Eischlauchende sich vorfinden.

Der Durchmesser der Gallerthülle beträgt etwa das 2—3fache des Durchmessers der Eizellen, dies auch dann, wenn ein Ei, wie ich dies bisher in 4 Fällen beobachten konnte, zwei Embryonen enthält; eine solche Anomalie erklärt das gelegentliche Vorkommen zweier Larven in einem Uterus. Erst mit fortschreitender Entwicklung des Embryos erweitert sich die Hülle beträchtlich, ihre Wand verdünnt sich und reißt, sobald der Embryo eine Länge von etwa 9 mm erreicht hat, ein.

Der Durchmesser der Eizellen und der jüngern Furchungsstadien schwankt zwischen 1,6—2,2 mm; ältere Furchungsstadien, Blastulae und Gastrulae zeigen natürlich infolge des in ihrem Innern vorhandenen Hohlraumes etwas größere Maße. Die Eier erscheinen nicht immer kuglig, sondern mitunter, wenn auch selten, länglich.

Die beiden Bestandteile des telolecithalen Eies, der oben liegende, vorwiegend protoplasmatische und der unten liegende, vorwiegend deutoplasmatische Teil ist namentlich an Eiern deutlich erkennbar, die in Chromsäuregemischen fixiert wurden. Ersterer erscheint hell,



grau, etwas ins Grünliche stechend, letzterer dunkel, grünlich. Im frischen Zustande ist das Protoplasma nahezu rein weiß, der Dotter hat einen Stich ins Gelbliche. An unbefruchteten sowie auch an befruchteten Eizellen nimmt das Keimfeld etwa die obern zwei Fünftel, das Dotterfeld die untern drei Fünftel ein. Die Abgrenzung beider Gebilde ist deutlich (Fig. 1), jedoch verläuft die Grenzlinie meist nicht glattrandig, sondern das Keimfeld springt da und dort mehr oder weniger in das Dotterfeld vor.

## 2. Der Furchungsprozeß.

Die Furchen erster Furchungsstadien, deren ich 6 auf fand, verlaufen meridional und annähernd durch den animalen Pol; im jüngsten Zustande, den ich beobachten konnte, hatten sie den Äquator noch nicht erreicht, sondern zerlegten nur das Keimfeld, das sie noch nicht überschritten hatten, in 2 vollständig getrennte, unter sich gleichgroße Abschnitte. In Fig. 2, welche ein solches Embryonalstadium in der Aufsicht wiedergibt, sind die Enden der Furchen deutlich sichtbar; das eine erscheint stumpf, das andere spitz zulaufend. Die Furche verläuft etwas zackig und ist an einigen Stellen breiter als an andern. Die kammähnliche Zeichnung, den Faltenkranz, wie sie beim Auftreten der Furchen an Embryonalstadien anderer Amphibien häufig zur Beobachtung kommt, konnte ich nicht wahrnehmen; allerdings erstrecken sich genauere Beobachtungen nur auf konservierte Embryonen. In Fig. 3, welche das in Fig. 2 abgebildete Zweierstadium von der Seite wiedergibt, hebt sich das Keimfeld vom Dotterfeld gut ab. An den Zweierstadien, welche älter als die eben beschriebenen waren, war die erste Furche in allen Fällen mehr oder weniger weit über den Äquator gegen den vegetativen Pol hin vorgedrungen. Die Furche verläuft glattrandig (Fig. 4) und zerlegt das Keimfeld meistens in 2 annähernd gleiche Teile. Mitunter trifft man aber schon an Zweierstadien erhebliche Differenzen der beiden in Trennung befindlichen Furchungszellen an; diese kann offenbar, wie mir ein später beschriebenes Viererstadium zu beweisen scheint, an länglichen Eiern, in denen sich die erste Furchungsebene natürlich in der kürzern Achse einstellt, in seltenen Fällen so weit gehen, daß die Längsachsen der Keimfeldanteile beider Blastomeren nicht parallel, wie es die Regel ist, sondern aufeinander senkrecht stehen können. Eine asymmetrische Furchung, die WOLFF (1886, p. 430) allen Amphibieneiern zuzuschreiben scheint und die auch von andern Autoren hin und

wieder (*Triton alpestris*, *Amblystoma*, *Salamandrina*) beobachtet wurde, trifft somit mitunter auch für *Salamandra atra* zu. In Fig. 5, die ein Zweierstadium von der Unterseite gesehen zeigt, sind die Enden der Furchen noch namhaft vom Gegenpol entfernt und zeigen eine divergierende Richtung. Ich habe noch vorgeschrittenere Stadien angetroffen, deren Furchen den Gegenpol nahezu erreicht hatten. An Zweierstadien habe ich die erste Furche über den Gegenpol zu einem Ringe geschlossen nie beobachtet, obwohl fast sicher anzunehmen ist, daß dies noch vor Auftreten der zweiten Furche erfolgt; denn an Viererstadien wenigstens erreicht die zweite Furche den Gegenpol, bevor das Auftreten der dritten Furche erkennbar ist. Mit größter Wahrscheinlichkeit kommt also die totale Furchung bei *Salamandra atra* bereits im Zweierstadium, sicherlich aber spätestens zu Beginn des Viererstadiums zum Ausdruck.

In allen 5 Fällen, welche mir vom zweiten Furchungsstadium zur Beobachtung kamen, hatte die erste Furche den Gegenpol erreicht und war zum Ring geschlossen. Die zweite Furche, die ebenfalls meist meridional verläuft, hatte in 2 Fällen den Äquator wohl überschritten, war jedoch noch  $\frac{1}{8}$  des Eiumfangs vom Gegenpol entfernt (Fig. 9), in 2 andern Fällen hatte sich die zweite Furche über den Gegenpol zum Ring geschlossen; das letzte der 5 beobachteten Viererstadien wird später besprochen werden. Auch in jenen Fällen, in denen die zweite Furche den Gegenpol erreicht hat, begegnet es keiner Schwierigkeit, die erste und die zweite Furche voneinander zu unterscheiden; letztere erscheint stets breiter als die zuerst auftretende Furche (Fig. 6 u. 7); dies konnte ich bei allen eben im Auftreten begriffenen Furchen beobachten; sind diese Unterschiede an der animalen Hälfte nicht mehr erkennbar, so wird man sie um so sicherer an der vegetativen Hälfte auffinden.

Die beiden ersten Furchen stehen entweder ins Kreuz gestellt (Fig. 6) oder sie bilden mehr (Fig. 8) oder weniger (Fig. 7) ausgebildete sog. Brechungsfurchen. Mir scheinen diese zuletzt erwähnten Variationen dadurch zustande zu kommen, daß in beiden Blastomeren des ersten Furchungsstadiums die zweiten Teilungsebenen ganz unabhängig voneinander auftreten, und daß ihre Verlängerungen einander durchaus nicht immer im Bereiche der ersten Teilungsebene zu schneiden brauchen; nicht, wie die vorherrschende Meinung zu sein scheint, daß Brechungsfurchen erst durch Verschiebung von ursprünglich genau in die Quadranten gestellten Blastomeren erfolge;

wenn sich meine Beobachtungen auch nur auf fixierte Stadien erstrecken und der Prozeß nicht sukzessive an einem lebenden Furchungsstadium beobachtet werden konnte, so wäre es doch sonderbar, daß einerseits Brechungsfurchen schon zu Beginn des Viererstadiums zur Beobachtung kommen, andererseits noch im Achter- und Sechzehnerstadium mitunter die ersten zwei Hauptfurchen genau ins Kreuz gestellt angetroffen werden.

Die Unterschiede in der Größe der einzelnen Blastomeren sind in der Regel unbedeutend, wenn auch meist erkennbar, namentlich an Viererstadien mit Brechungsfurchen. Sehr bedeutende Unterschiede in der Größe der 4 Blastomeren traf ich nur in einem Falle, der auch anderweitig einer ausführlichen Besprechung bedarf (Fig. 10 u. 11). Die Mitte des Keimfeldes nimmt eine große Zelle ein, so daß der animale Pol annähernd in deren Mitte liegt. Von ihrem Rande gehen 3 Furchen ab, eine nach oben und je eine zu beiden Seiten (Fig. 10); alle drei treffen sich annähernd am vegetativen Pol in einer dreistrahligten Figur (Fig. 11). Als zweite Furche war an der Oberseite die untere Verbindungsstrecke erkennbar, welche die beiden seitlich abgehenden Furchen verbindet, sie ist somit eine Horizontalfurche. An der Unterseite erwies sich jene Furche als zweite, die von oben her dem Gegenpol zustrebt, sie ist also eine Vertikalfurche. Aus diesen Feststellungen läßt sich leicht der Verlauf der ersten Furche kennzeichnen: an der Oberseite wird diese durch die nach links abgehende Furche, dann durch das obere Verbindungsstück, welches diese Furche mit der nach rechts abgehenden Furche verknüpft, und durch diese Furche selbst gebildet; an der Unterseite (Fig. 11) stellen die seitlich zum Gegenpol verlaufenden Furchen, welche die Verlängerung der in Fig. 10 seitlich abgehenden Furchen vorstellen, die erste Furche vor. Es sind somit einerseits die Zelle, welche die Keimpolgegend einnimmt, und die sich unmittelbar nach unten anschließende Blastomere, andererseits die noch übrig bleibenden zwei sich darüber anschließenden schmalen Zellen aus je einer Blastomere des ersten Furchungsstadiums hervorgegangen. Es müssen diese Blastomeren derart ungleich groß gewesen sein, daß sich die zweiten Furchungsspindeln nicht parallel, sondern windschief eingestellt haben und die Furchungsebenen aufeinander senkrecht stehen (vgl. p. 379). Nur so konnte es kommen, daß die Zelle, welche die Mitte des Keimfeldes einnimmt, an der Bildung des Dotterfeldes keinen Anteil nimmt. Es ist auch ohne weiteres einleuchtend, daß dritte und vierte Furchungsstadien, welche



von einem so abnormen Viererstadium ihren Ursprung nehmen, kaum mehr in ihre einzelnen Komponenten werden aufgelöst werden können.

Es ist noch hervorzuheben, daß der Furchungsprozeß bei *Salamandra atra* vielleicht infolge seines geringern Dottergehaltes und der hieraus sich ergebenden geringern Größe der Eier viel schneller abläuft als beim gefleckten Salamander, dessen zweites Furchungsstadium nach GRÖNROOS (1895, p. 182) nicht einmal in allen Fällen die erste Furche über den Gegenpol zum Kreise geschlossen zeigen.

Ob an den kleinsten Eiern von *Salamandra atra* der Furchungsprozeß schneller abläuft als an den größten dieses Tieres, konnte bei dem spärlichen Material, das mir zu Gebote stand, nicht festgestellt werden.

An den beiden von mir beobachteten dritten Furchungsstadien hatten beide Hauptfurchen den Gegenpol erreicht. In einem Falle war am animalen Pol eine Brechungsfigur (Fig. 12), am vegetativen ein Kreuz, im andern umgekehrt (Fig. 14). Die beobachteten Furchen 3. Ordnung waren durchaus Horizontalfurchen, allerdings meist nicht reine (Latitudinalfurchen); wenn es reine Horizontalfurchen wären, würden kaum so bedeutende Knickungen an ihren Kreuzungsstellen mit den beiden Hauptfurchen beobachtet werden; solche Knickungen sind meistens, wenn auch nicht immer, vorhanden. Über den Ort des ersten Auftretens der Furchen dritter Ordnung habe ich keine Beobachtungen; denn an den Embryonalstadien, welche mir zur Verfügung stehen, sind sie bereits vollendet. Durch das dritte Furchungssystem, das etwa in der Höhe des obern Drittels der Eiachse einschneidet, erfolgt die Teilung der 4 meist annähernd unter sich gleich großen Blastomeren des zweiten Furchungsstadiums in 8 unter sich ungleich große Furchungszellen, in 4 kleinere animale und 4 größere vegetative, wodurch die inäquale Furchung zum Ausdruck kommt. Die Horizontalfurchen verlaufen, soweit ich beobachten konnte, stets im Keimfelde, so daß die 4 vegetativen Blastomeren in ihrem obern Anteil an der Bildung des Keimfeldes mitwirken und dort noch reichlich Bildungsdotter enthalten.

Der Furchungsprozeß verläuft bei *Salamandra atra* der Hauptsache nach so, wie ihn GRÖNROOS (1890) bei *Triton* beobachtet hat; wenn ich auch die Furchen des dritten Systems nur latitudinal und horizontal verlaufend angetroffen habe, so kommen doch sicherlich Vertikalfurchen vor; so z. B. müßte die Zelle, welche in Fig. 10 die



obere Polgegend einnimmt, durch eine Vertikalfurche in zwei weitere Blastomeren zerfallen.

Von vierten Furchungsstadien kamen mir drei zur Beobachtung; an allen diesen ließen sich unschwer die einzelnen Furchungssysteme erkennen. Die erste Furche wird in Fig. 15 durch die an einer Stelle gebrochene Linie *ab* repräsentiert und wird von der zweiten Furche *cd* am animalen Pol gekreuzt, das dritte horizontale Furchungssystem ist ohne weiteres erkennbar. Von den Furchen des vierten Systems entspringt nur eine einzige dem animalen Pol, die übrigen zweigen von einer andern Stelle der zweiten Hauptfurche ab; sie stehen senkrecht zum Äquator; sie sind somit in seltenen Fällen reine Meridional-, häufiger Vertikalfurchen. Die Teilung der vegetativen Zellen erfolgt auch vertikal und zwar so, daß sie bald in der Richtung des vierten Furchungssystems des animalen Teils verlaufen und die dritte Furche überkreuzen, bald unabhängig von den Furchen der animalen Zellen erscheinen und eine Knickungsfigur bilden (Fig. 16). Auch treten die Furchen des vierten Systems am vegetativen Teil wenigstens unter sich nicht gleichzeitig auf (in Fig. 15 sind nur die obern zwei in Bildung begriffen) und erscheinen erst nach dem Auftreten der Furchen des Keimfeldes.

Fünfte und sechste Furchungsstadien sind mir bis jetzt nicht zur Beobachtung gekommen. Es erscheint mir jedoch aus Fig. 15 sehr naheliegend, daß die Furchen des fünften Systems in den meisten Fällen wenigstens horizontal verlaufen; an eine tangential Teilung läßt sich bei der immerhin noch recht großen Flächenausbreitung der Blastomeren kaum denken.

In ältern Furchungsstadien, von denen ich einige (Fig. 17—23) abbilde, verläuft der Furchungsprozeß im vegetativen Teil des Embryonalstadiums auffallend langsamer als am animalen; infolgedessen kommt es zur Ausbildung der bekannten Macro- und Micromeren. Dieser Unterschied ist schon in den Fig. 17, 18 u. 19, welche Abbildungen eines und desselben Embryonalstadiums von verschiedenen Seiten darstellen, deutlich ausgeprägt, fällt aber in den Figg. 21 u. 23 noch mehr in die Augen. Die Micromeren sind unter sich nicht durchgehends von annähernd gleicher Größe; es zeigen sich da und dort Felder, unter sich annähernd gleich großer Blastomeren, welche sich oft wieder von denen benachbarter Felder in Größe auffällig abheben. Eine Regelmäßigkeit im Auftreten der einzelnen Micromerengruppen festzustellen ist mir, bis jetzt wenig-

stens, nicht gelungen; auch habe ich mir hierzu die genügende Zeit nicht nehmen können; immerhin aber rechne ich mit der Möglichkeit, daß sie sich vielleicht einmal als die frühzeitig erkennbaren Anlagen von Organgruppen erweisen könnten, die durch den Invasionsprozeß und spätere Verschiebungen ihre endgültige Lagerung finden.

An der Übergangszone zu den Macromeren finden sich Zellen, die anscheinend aus dem oberen Teil der vier vegetativen Blastomeren eines Achterstadiums hervorgehen und in ihrer Größe eine Mittelstellung zwischen Micro- und Macromeren einnehmen; von letztern unterscheiden sie sich durch den Besitz einer hellen, offenbar von Bildungsdotter herrührenden Färbung, die sie mit den Micromeren gemeinsam haben.

Die Zone der Macromeren nimmt anfänglich etwas mehr als die Hälfte der Oberfläche eines Furchungsstadiums ein; die Furchen verlaufen sehr unregelmäßig; mit Bestimmtheit läßt sich sagen, daß bereits Furchen des vierten Systems nur in den allerseltensten Fällen die Polgegend erreichen, sondern sich näher dem Äquator mit den Hauptfurchen vereinigen. In Photogrammen (z. B. Fig. 21) bilden nicht alle Furchen ein zusammenhängendes Netzwerk, sondern einige stellen oft mehr oder weniger isolierte, drei- und mehrstrahlige, bogen- und hufeisenförmige oder anders gestaltete Figuren vor, oder von Furchen des Netzes gehen spitze Vorsprünge aus; auch sind isolierte grubenförmige Vertiefungen durchaus nicht selten.

Mit dem Fortschreiten der Zellteilung vergrößert sich der Oberflächenanteil der Micromeren gegenüber dem übrigen Teil, so daß im Blastulastadium (Fig. 24) der Äquator, soweit ich feststellen konnte, in die Zone der kleinen animalen Zellen fällt.

### 3. Der Gastrulationsprozeß.

Der Gastrulationsprozeß verläuft im allgemeinen und wesentlichen bei *Salamandra atra* gleich, wie er bei andern Urodelen und Anuren zur Beobachtung kommt. Im Gebiete der Macromeren der Blastula kommt es zur Ausbildung eines Spaltes, der bogenförmig wird und sich dem Kreise immer mehr nähert, bis er endlich zum Ring, welcher den Dotterpfropf begrenzt, sich schließt; der ringförmige Urmund verkleinert sich zu einem median gelegenen Spalt; hierbei wird der Dotterpfropf immer mehr in das Innere aufgenommen, bis er endlich im Oberflächenbilde verschwindet.

Im einzelnen zeigt der Gastrulationsprozeß des Alpensalamanders

viele Besonderheiten, welche ein sehr abwechslungsreiches und anziehendes Oberflächenbild hervorrufen. Alle die äußerlich sichtbaren Besonderheiten der Gastrula sind noch durch mikroskopische Untersuchungen mit den im Innern sich abspielenden Vorgängen in Einklang zu bringen.

Als erste äußerliche Kennzeichen des beginnenden Gastrulationsprozesses erscheinen wohl als Ausdruck komplizierter Verschiebungen an der dotterreichen Zone in der Gegend des vegetativen Pols eine mit Zacken versehene Linie oder eine sternförmige Figur (Fig. 25), die ich öfters beobachten konnte. Wie nun im besondern der Prozeß vor sich geht, kann wohl nur an Hand von Schnittserien mikroskopisch entschieden werden. Jedenfalls aber entsprechen die Zacken schon bestehenden Furchen, welche durch Verschiebung eine Verbreiterung erfahren, und der anfänglich mehrfach gebrochen erscheinende Spalt wird anscheinend im Laufe der Entwicklung glattrandig und scheint in den sichelförmigen Urmund überzugehen. Inwieweit vielleicht diese sternförmige Figur mit innern Vorgängen im Zusammenhang steht, welche BRACHET (1903) bei *Siredon* und *Rana* beobachtet und als „clivage gastruléen“ bezeichnet hat, läßt sich vorderhand nicht sagen.

In Fig. 26 verläuft der Urmund bereits leicht bogenförmig; nur von seinen beiden Enden gehen je 2 Zacken aus, sonst ist er glattrandig. Über die Lage des Spaltes wage ich vor unternommener mikroskopischer Untersuchung kein Urteil; denn, obwohl er nach der Lage der äußerlich erkennbaren Furchungshöhle und eines äußerlich sichtbaren Ringes, der als Grenze zwischen animalen und vegetativen Zellen gedeutet werden könnte, noch ganz von Macromeren umschlossen zu sein scheint, hebt sich die Urmundlippe in ihrer Farbe doch nicht deutlich genug von den animalen Zellen ab; es ist also immerhin möglich, daß sie aus solchen Zellen gebildet wird; im übrigen ist es fraglich, ob die eben angeführte Deutung des Ringes richtig ist, oder ob er vielleicht die Grenzstelle kennzeichnet, bis zu der die Macromeren sich unter den Micromeren vorgeschoben haben. Dann wäre die ringförmige Furche identisch mit den von O. SCHULTZE (1888, p. 326) bei Anuren als „Gastrulationsfurche“ beschriebenen Bildung.

In Fig. 27 ist über dem leicht bogenförmig gekrümmten, nunmehr ganz glattrandigen Urmund eine größere Falte erkennbar, die ich ohne weiteres nicht mit der früher erwähnten Ringfurche in Verbindung bringen kann. Ihrer Lage nach erinnert sie an eine



von ISHIKAWA (1905) beim japanischen Riesensalamander beschriebene Linie, welche etwa im Äquator der Keimblase und oberhalb der Scheidewand zwischen dem später entstehenden Urdarm und der Furchungshöhle liegt; sie würde in diesem Falle äußerlich die Grenze bestimmen, bis zu welcher der Urdarm vorgedrungen ist.

Beide Furchen scheinen nicht regelmäßig aufzutreten; im Gegenteil: die zweite Art scheint sehr selten zur Beobachtung zu kommen; ich habe von der zweiten Art wenigstens nur den abgebildeten Fall gesehen; von Gastrulastadien mit ringförmigen Linien sind mir hingegen mehrere Fälle zur Beobachtung gekommen.

Das Embryonalstadium, welches in der folgenden Fig. 28 wiedergegeben ist, erinnert in der Ausbildung des Urmundes an das bekannte Bild, welches O. HERTWIG (1888, tab. 1, fig. 1) als beginnende Gastrula von *Triton taeniatus* zur Darstellung bringt; der Urmund hat hier wie dort annähernd die Gestalt eines sehr niedern gleichschenkligen Dreiecks.

Gastrulastadien, welche einen mehr oder weniger bogenförmig gekrümmten Urmund, aber diesen noch nicht zum Kreise geschlossen zeigen, sind in den Figg. 29—32 abgebildet.

Die Urmundlippe hebt sich von der unmittelbar darunter liegenden Partie, welche später zum Dotterpfropf wird, durch ihre hellere Färbung meist gut ab. Von den Enden der Urmundlippen sieht man mitunter die Grenzlinie zwischen den anscheinend animalen und den vegetativen Zellen, welche, soweit der Urmund reicht, vom Urmundspalt gebildet wird, nach dessen Aufhören in der Richtung des Spaltes sich fortsetzen, so daß unter dem Urmund ein dunkleres, in Chromsäurepräparaten grünliches, nach unten sich verbreiterndes Feld sich abhebt; dieses dürfte wohl, soweit ein Oberflächenbild ein Urteil zuläßt, nur aus dotterreichen Macromeren sich zusammensetzen. Nach vorn zu hört dieses Feld dort auf, wo die vordere Abgrenzung der Furchungshöhle äußerlich erkennbar ist. Dieses dunkle Feld wird uns später noch viel beschäftigen.

Der Urmund macht in Fig. 29 etwa  $\frac{1}{4}$ , in Fig. 30 etwa  $\frac{1}{3}$  eines Kreises aus; in Fig. 31 ist er zum Halbkreis geworden, und in Fig. 32 beträgt er bereits mehr als  $\frac{3}{4}$  eines Kreises und ist von hufeisenförmiger Gestalt; in dem in Fig. 32 abgebildeten Embryonalstadium ist das vom Urmund eingeschlossene Feld, das später zum Dotterpfropf wird, kleiner, als es in Fig. 31 der Fall ist und als es vielfach auch in Gastrulastadien mit eben zum Kreis geschlossenen Blastoporus beobachtet wird.



Nachdem der Urmund eine ringförmige Gestalt angenommen hat, erscheint das früher besprochene dunklere Feld in zwei durch den ventralen Abschnitt des Urmundes getrennte Teile, in den Dotterpfropf und in ein unmittelbar unter diesem sich vorfindendes Feld, welches in seinem obern Abschnitt einen Teil der ventralen Urmundlippe in sich einschließt (Fig. 33—37). Da sich die seitlichen Grenzlinien, welche dieses Feld von den hellern, offenbar animalen Seitenpartien abgrenzen und mehr (Fig. 33) oder weniger (Fig. 34) weit von dem Mittelpunkt der ventralen Urmundlippe entfernt an diese sich ansetzen, mit fortschreitender Entwicklung gegen die Medianebene verschieben und diese Verschiebung nicht gleichen Schritt hält mit der Verkleinerung des Dotterpfropfes, kommt es zur Ausbildung einer ungemein vielgestaltigen Oberflächenkonfiguration.

So ist z. B. sowohl in Fig. 33 als auch in Fig. 36 der Urmundanteil des dunklen Feldes annähernd ein Viertel des kreisförmigen Urmundes; trotzdem ist der absolute Wert des Anteils in Fig. 36 viel niedriger, da der Dotterpfropf des abgebildeten Embryonalstadiums sichtlich kleiner ist. Annähernd gleichgroße Dotterpfropfe weisen Fig. 33 u. 34 auf; in letzterer Figur beträgt aber der Urmundanteil des dunklen Feldes kaum  $\frac{1}{10}$  des Urmundspaltes; ähnliches gilt von Fig. 35 u. 36.

Der Dotterpfropf ist in Fig. 37 bereits klein und, wie er bei vorgeschrittener Verkleinerung nicht selten angetroffen wird, elliptisch; der Urmundanteil des dunklen Feldes ist aber noch relativ breit, nahezu ebenso breit wie in Fig. 34 und breiter als in Fig. 35. Häufiger als elliptisch wird der Dotterpfropf bei seiner Verkleinerung verkehrt birnförmig angetroffen, so z. B. in Fig. 34, 35, 38 u. 39, was soviel besagt, daß mit Verkleinerung des Urmundes die Linien, welche das dunkle Feld seitlich begrenzen, im Gebiete des Urmundes meist rasch sich nähern. Haben sie annähernd die Medianlinie erreicht, so verlaufen sie anfänglich noch divergierend (Fig. 40), dann auf eine kleinere (Fig. 38) oder größere (Fig. 39) Strecke weit parallel und begrenzen hierbei zwischen sich eine Rinne, die ich als ventrale Umwachsungsrinne bezeichnen will. Ihre Bedeutung für die Embryonalentwicklung muß selbstverständlich an Schnittserien erst festgestellt werden. Sie ist offenbar nicht aus den Urmundlippen hervorgegangen, sondern durch Näherung der beiden Grenzlinien, welche im Gebiete ventral vom Urmund gelegen sind; sie ist also mit der „Afterrinne“ von KOPSCHE (1895, p. 185 u. p. 186, fig. 4)

dann wenigstens nicht gleichwertig, wenn die von diesem Autor angenommene Entstehungsweise zutreffend ist. Mit der von SEEMANN (1907, p. 326) bei *Alytes* beschriebenen und abgebildeten (tab. 20, fig. 7, u. 8) kurzen median gelegenen Rinne, welche über den „dorsalen“ Rand des Blastoporus verläuft, könnte sie nur unter der Voraussetzung gleichbedeutend sein, wenn der Autor dorsale und ventrale Partien verwechselt hätte; es würde in diesem Falle allerdings auch die verkehrt birnförmige Gestalt des Dotterpfropfes bei *Alytes* wie bei *Salamandra atra* vorhanden sein.

Bei noch weiterer Verkleinerung des Dotterpfropfes verschmälert sich die ventrale Umwachsungsrinne, und gleichzeitig tritt auch dorsal eine Rinne auf (Fig. 42); mitunter kommen dorsal statt einer medianen Rinne 2 etwas divergierende kurze seichte Rinnen zur Beobachtung.

Ob sich die eben beschriebenen Veränderungen an jedem Embryo in dieser Weise abspielen, dessen bin ich nicht sicher; mitunter findet man wenigstens Embryonalstadien, welche diese Vorgänge nicht erkennen lassen, so z. B. in Fig. 41, in der nur Urmundspalt, welcher auf einer Seite auffallend breit ist, und Dotterpfropf sichtbar sind; die Umgebung des Urmundes erscheint aber im Oberflächenbild durchaus gleichmäßig.

In dem Embryonalstadium, das in Fig. 43 abgebildet ist, ist eine Rinne ventral vom winzigen Dotterpfropf erkennbar, welche möglicherweise zum Teil wenigstens aus der ventralen Umwachsungsrinne sich herausgebildet hat. Ist der Dotterpfropf verschwunden, so nimmt man meist nur einen median verlaufenden Spalt wahr (Fig. 48); in seltenen Fällen weisen Embryonalstadien mit median verlaufendem Urmundspalt ähnliche Oberflächenbilder (Fig. 44—47) auf, wie sie die jüngsten Embryonalstadien von Selachiern und die mit der Sichelrinne versehenen Keimlinge von Sauropsiden besitzen; die herangezogenen Bildungen können aber kaum irgendwie näher mit den bei *Salamandra atra* vorhandenen Gebilden verknüpft werden. Ich gewinne den Eindruck, daß die erwähnten Oberflächenbilder des Alpensalamanders mit der Umwachsung des dunklen Feldes, das ventral vom Urmund und später von der ventralen Urmundrinne liegt, im Zusammenhang stehen, es müßte denn sein, daß auch innere Vorgänge, welche vielleicht mit dem Vorrücken der Gastrulahöhle und der Bildung des Mesoderms zusammenhängen, Ursachen dieser Erscheinungen wären. An der Oberfläche des in Fig. 44 abgebildeten Embryonalstadiums nimmt man eine große, annähernd

Λförmige Figur wahr. Der nach vorn laufende Schenkel ist der spaltförmige, mediane Urmund; in seinem hintern Teil ist vielleicht die ventrale Umwachsungsrinne mit enthalten; die Bedeutung der beiden bogenförmigen, nach links und rechts verlaufenden Schenkel ist mir, falls die schon erwähnte Vermutung nicht zutrifft, ganz unklar. In Fig. 45 ist die Zeichnung in ähnlicher Ausbildung, aber kleiner als in vorhergehender Abbildung zu finden; in Fig. 46 bilden die seitlichen Ausläufer stark gekrümmte Bogen; der rechts gelegene ist unterbrochen, so daß seitlich von der Urmundspalte eine kurze isolierte Furche auftritt; in Fig. 47 liegen nun neben dem spaltförmigen Urmund zu beiden Seiten bogenförmige Furchen, die weder miteinander noch mit dem Spalt im Zusammenhang stehen. Ich hoffe, den Entwicklungsgang der 3 besprochenen Furchen (des Urmundspaltes und der seitlichen Bogen) chronologisch richtig zur Darstellung gebracht zu haben, und meine nicht, daß sie zuerst getrennt auftreten und erst dann zu einer Λ förmigen Figur sich umbilden. O. HERTWIG (1883, p. 12 u. tab. 1, fig. 4 u. 5) nämlich beobachtete an Gastrulastadien von *Triton taeniatus* links und rechts in einiger Entfernung von der Urmundspalte „zwei kleine halbmondförmige Furchen“, welche sich langsam vergrößern, bis sie ventralwärts miteinander sich verbinden. Ob nun die von HERTWIG bei *Triton taeniatus* entdeckten und die von mir bei *Salamandra atra* beobachteten Furchen gleichwertige Bildungen sind und ob ihnen eine besondere Bedeutung zukommt, muß erst ergründet werden.

#### 4. Die Embryonalstadien vom Auftreten der Rückenrinne bis zum Schluß des Medullarrohres.

Viele Embryonalstadien, welche einen spaltförmigen Urmund besitzen, weisen auch bereits die bekannte Rückenrinne auf. An solchen Embryonen mit deutlich ausgeprägter Rückenrinne erscheint der Urmundspalt kurz und im hintern Teile oft etwas verbreitert. Die an die Sichelrinne erinnernden seitlichen Furchen konnte ich an solchen Stadien nicht mehr antreffen. O. HERTWIG (1883, tab. 1, fig. 5) hat die halbmondförmigen Furchen an noch ältern Embryonalstadien von *Triton* beobachtet. An der Rückenrinne von *Salamandra atra* habe ich eine zackige Linie, die Rückennaht, welche SEMON (1893, 1900) bei *Ceratodus* und BRAUS (1895, 1901) bei *Triton* beschrieben hat, nicht auffinden können. Die Rückenrinne bleibt auch bei *Salamandra atra* lange Zeit, nachdem schon die Medullarwülste aufgetreten sind, bestehen. Fig. 49 zeigt bereits die Medullarplatte



in ihren Umrissen; die Wülste sind noch nicht deutlich sichtbar. Urmund und Rückenrinne erscheinen deutlich. Die Wülste treten zuerst im vordern, dann erst im hintern Teil des Embryos auf (Fig. 50). Zur selben Zeit wird hinter dem nun mehr rundlich erscheinenden Urmund eine Falte sichtbar (Fig. 51), die zuerst isoliert erscheint, später aber mit den seitlichen Urmundwülsten zusammenfließt (Fig. 55). Der Embryonalbezirk, aus welchem beim Alpensalamander die Medullarplatte hervorgeht, umfaßt nahezu die Hälfte der Oberfläche des Embryos. Die Näherung der Medullarwülste erfolgt zuerst im Rumpfgebiete (Fig. 52—55); in dem Maße, als die Näherung der Wülste auch auf die vordern und hintern Partien übergreift, erfolgt notgedrungen eine Verkleinerung des von den Wülsten eingeschlossenen Bezirkes (Fig. 56, 57). An dieser Stelle möchte ich noch auf die große Ähnlichkeit hinweisen, welche zwischen dem in Fig. 56 abgebildeten Salamanderembryo und dem Embryonalstadium von *Triton taeniatus* besteht, das O. HERTWIG (1883, tab. 1, fig. 9) bildlich dargestellt hat. Auch die Berührung der Medullarwülste tritt zuerst im Rumpfgebiete ein (Fig. 58) und greift dann zuerst auf die hintern Partien über. Zustände am Urmund derartiger Embryonalstadien, welche an eine Zergliederung desselben in einen Canalis neurentericus und Afterblastoporus erkennen ließen, habe ich nicht beobachtet. Ob nur ersterer allein vorhanden ist und ob der After erst später als eine Neubildung am hintern Körperende zur Entwicklung kommt, muß erst mikroskopisch festgestellt werden. Zur Zeit der vollständigen Berührung der Medullarwülste im Rumpfgebiete und in den hintern Partien ist im Kopfgebiete zwischen den Falten noch ein kleiner rautenförmiger Teil des Bodens des spätern Medullarrohres sichtbar (Fig. 59, 60). Die Medullarwülste erscheinen dann wie 2 nebeneinander liegende, nach vorne sich verbreiternde Bänder (Fig. 59, 60 u. 61). Zuletzt erfolgt die Berührung im Kopfgebiete (Fig. 62). Der Schluß des Medullarrohres hingegen erfolgt zuerst im vordern Teile des Kopfgebietes (Fig. 63) und schreitet von dort allmählich caudalwärts fort (Fig. 65, 66). Einen Neuroporus, wie ihn v. KUPFFER (1905), p. 168) an Schnitten von Embryonen des Alpensalamanders beobachtet hatte, konnte ich an Oberflächenbildern nicht wahrnehmen. Von der Seite gesehen haben die Embryonen, deren Medullarwülste bereits in Berührung getreten sind und zu verschmelzen beginnen, eine bohnenförmige Gestalt (Fig. 64). Die Anlage des Gehirns, welche eine Gliederung in die 3 Hirnbläschen noch nicht zeigt, und die des Rückenmarks



hebt sich von den angrenzenden Gebieten des Embryos gut ab. Der Wulst, welcher in Fig. 63 u. 64 vor der Anlage des Gehirns sichtbar ist, dürfte wohl dem Kopfdarm seine Entstehung verdanken; in Fig. 66 ist er hingegen nicht erkenntlich.

Bemerkenswert ist noch, daß v. KUPFFER (1885, p. 475, 1905, p. 154) an der noch offenen Medullarplatte von Embryonen des Alpensalamanders eine „Segmentierung“ gesehen hat, die ich aber an meinen sehr zahlreichen Embryonen mit Medullarplatte nicht beobachten konnte. Eine Segmentierung der Anlage des zentralen Nervensystems zeigt aber das in Fig. 62 abgebildete Embryonalstadium, dessen Medullarwülste miteinander bereits in Berührung getreten sind; jedoch sind die Segmente nicht so zahlreich wie in dem Falle, den v. KUPFFER mitgeteilt hat.

##### 5. Die Embryonalstadien vom Schluß des Medullarrohres bis zum Auftreten der ersten Kiemenfurche.

Die Embryonen des Alpensalamanders behalten die bohnenförmige Gestalt, welche sie schon vor Medullarrohrschluß (Fig. 64) aufweisen, auch noch nach demselben längere Zeit bei (Fig. 67, 72 u. 74). Es erscheinen an solchen Keimen am Körpervorderteile das Gehirn und die Region des Kopfdarmes vom Dotter abgehoben. Gehirn und Rückenmark umsäumen auch hier bogenförmig den Dotter, so daß die dorsale Seite des Embryos konvex, die ventrale Seite desselben aber mehr flach erscheint. Zwischen Hirn und Dotter ist jederseits ein annähernd dreieckiges Feld sichtbar (Fig. 67, 72), aus welchem später der Reihe nach der Mandibularbogen, der Hyoidbogen und die 3 Kiemenbogen hervorgehen. An der Ventralseite hängen die dreieckigen Felder vermittels eines schmalen Bandes, das unmittelbar vor dem ersten Hirnbläschen liegt, zusammen (Fig. 68). Die Gliederung des Gehirns in die 3 Hirnbläschen ist bereits sichtbar, wenn auch anfänglich noch nicht sehr deutlich ausgeprägt; auch sind am ersten Hirnbläschen die Augenblasen erkennbar. In der Aftergegend ist eine Einsenkung, die auch fernerhin sichtbar bleibt, wahrnehmbar; ob sie zu dieser Zeit schon durchgängig ist, bleibt mikroskopisch festzustellen. An Urwirbeln sind jederseits etwa 6 erkennbar.

Die Wachstumsvorgänge des Embryos, welche eine sinnfällige Umgestaltung des Keimes hervorrufen, vollziehen sich hauptsächlich im vordern, über dem Dotter liegenden Körperteil, der allmählich in die Länge wächst; eine ganz mäßige Verlängerung kann auch am

Dotter selbst festgestellt werden. Die Ausbildung der 3 Hirnbläschen und der Augenblasen wird immer deutlicher (Fig. 70, 71 u. 73); die Scheitelkrümmung wird sichtbar, während das Hirnröhr in der Gegend der spätern Nackenkrümmung noch in ziemlich gleichmäßigem Bogen verläuft. Der Mandibularbogen (Fig. 74) gliedert sich ab. In Fig. 77 u. 78 erscheint der Körpervorderteil bereits stark in die Länge gewachsen. In Fig. 77 ist auch der Ansatz der ersten Kiemenfurche erkenntlich, welche den Hyoidbogen von den dahinter gelegenen noch unzerteilten Partien zu scheiden beginnt. Derartige Embryonalstadien besitzen infolge der starken Krümmung im Gebiete des Körpervorderteiles einen größten Durchmesser von nur etwa 3 mm; die Länge des Körpers würde im gestreckten Zustande ungefähr 4 mm betragen. Bemerkenswert ist, daß v. KUPFFER (1905, fig. 179, p. 170) einen Längsschnitt eines Embryos von *Salamandra atra* abbildet, dessen Ausbildung nach meiner Schätzung ungefähr meinem Embryonalstadium Fig. 74 entspricht, dessen Länge etwa 3 mm beträgt. Genannter Autor gibt aber in der Figuren-erklärung die Länge des Embryos mit 8 mm an. Sollte hierbei nicht ein Irrtum unterlaufen sein, so hätten v. KUPFFER allerdings relativ viel größere Embryonen vorgelegen als mir.

#### 6. Die Embryonen vom Auftreten der ersten Kiemenfurche bis zum Erscheinen der äußern Kiemen.

Die Embryonen des Alpensalamanders mit ausgeprägter erster Kiemenfurche besitzen infolge der noch vorhandenen starken Biegung im Vorderteile des Körpers einen größten Durchmesser von nur etwa 3,2 mm, obwohl der Keim gestreckt  $4\frac{1}{2}$  mm messen würde. Die starke Biegung wird erst allmählich aufgehoben; der nunmehr gestreckte Embryo mißt zur Zeit des Auftretens der Kiemenknötchen etwa 6 mm, so daß er um fast 3 mm gewachsen erscheint; hiervon kommt allerdings über 1 mm auf Kosten der Aufkrümmung. Die starke Konvexität der Rückengegend bleibt lange Zeit bestehen und macht erst kurz vor oder gar erst während des Auftretens der äußern Kiemen einer leichten Konkavität Platz.

Das Auftreten des Schwanzes, der eine ganz erhebliche Änderung im Aussehen der Keime bewirkt, erfolgt an etwa  $3\frac{1}{2}$  mm (4,8 mm im gestreckten Zustande) langen Embryonen (Fig. 81); an nur wenig längern Stadien kann man dann bereits eine Abplattung des Schwanzes und die Anlage des Flossensaumes feststellen (Fig. 82).

Die Bildung der Somiten schreitet von der Mitte des Rumpfes (Fig. 81) bis zur Wurzel der Schwanzanlage vor (Fig. 85 u. 86).

Am Gehirn spielen sich bedeutsame Veränderungen ab. Zur Scheitelkrümmung, die bereits besteht, gesellt sich die Nackenkrümmung, anfänglich undeutlich (Fig. 83), später ausgeprägter (Fig. 86). Das Zwischenhirn tritt auf (Fig. 86), und die beiden Hemisphärenbläschen bilden sich gerade zur Zeit des Auftretens der äußern Kiemen aus. Von Sinnesorganen werden annähernd gleichzeitig das Geruch- und das Gehörgrübchen sichtbar (Fig. 85 u. 104). Ersteres ist vermittels einer seichten Rinne mit der dreizackigen Mundbucht verbunden und bildet mit ihr eine fünfstrahlige Figur. In dieselbe Zeit fällt auch das Auftreten der vordern Extremität knapp am Übergange des dotterhaltigen Rumpfes und des abgehobenen Körpervorderteils (Fig. 85 u. 86).

Durch das Auftreten der ersten Kiemenfurche wird der Hyoidbogen abgegliedert; ihm folgen dann durch Auftreten weiterer Kiemenfurchen der erste (Fig. 81 u. 82) und der zweite und dritte (Fig. 85 und 86) Kiemenbogen.

#### 7. Die Embryonalstadien vom Auftreten der äußern Kiemen bis zum Erscheinen der hintern Extremitäten (bis zum Ausschlüpfen der Larve).

Ein etwa 6 mm langer Embryo, der bereits die Anlagen der äußern Kiemen als kleine Knötchen zeigt, weist in der Kopfreion, der Nackenkrümmung entsprechend, eine stärkere, in der hintern Rückengegend vor dem Schwanze eine meist schwächere Konvexität auf, während die mittlere Rückengegend eine ausgedehnte, mitunter stärker (Fig. 88), mitunter schwächer (Fig. 92) ausgesprochene Konkavität zeigt. Die Nackenkrümmung verliert sich wenigstens äußerlich kurz vor oder erst nach dem Ausschlüpfen der Larven. Die Konvexität am hintern Körperende scheint sich mitunter früher (Fig. 93), mitunter aber erst später zu beheben; sie wird jedoch an ausgeschlüpften Larven fast nie mehr angetroffen. Die Konkavität in der mittlern Rückengegend bleibt während des ganzen Zeitraumes bis zum Ausschlüpfen bestehen. Eine ausgeschlüpfte Larve, die stets die Anlagen der hintern Extremitäten bereits erkennen läßt, mißt annähernd 9 mm.

Der Schwanz, auf den die Somitenbildung an einem 6 mm langen Embryo bereits übergegriffen hat, nimmt anfänglich an Länge unbedeutend zu. Erst meist unmittelbar vor dem Ausschlüpfen der



Larven erreicht die Länge des Schwanzes  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge und darüber. Nicht nur der ganze Schwanz weist einen meist breiten Flossensaum auf, sondern dieser reicht, sich allmählich verschmälernd, bis nahezu zur tiefsten Stelle der Rückenkonkavität, oft sogar noch darüber hinaus.

Am Gehirn wird die Anlage der beiden Hemisphärenbläschen deutlicher, und auch die Kleinhirnanlage wird sichtbar (Fig. 95).

Von den Anlagen der Sinnesorgane findet sich das Geruchsgrübchen vorerst noch in den cranialen Zipfeln der fünfstrahligen Figur, die es gemeinsam mit der Mundbucht erfüllt, mit welcher letzterer es vermittels einer Rinne in Verbindung steht (Fig. 90 u. 106). Durch weitere Umgestaltungen verschwindet dann diese Rinne; das Riechgrübchen erscheint dann isoliert und die Mundbucht drei-strahlig. Wie nun die Bildung des Nasenganges und die der Choanen erfolgt, kann natürlich nur mikroskopisch an Schnittserien festgestellt werden; sie dürfte kaum anders als bei den Tritonen erfolgen. Zur Zeit des Auftretens der äußern Kiemen erfolgt auch die Bildung der Linse, wobei im Oberflächenbild auch das Linsengrübchen gut erkennbar ist (Fig. 88, 89 u. 107). Der fötale Augenspalt tritt äußerlich nicht hervor.

Die Umgestaltung der Mundbucht beim Alpensalamander scheint von jener der Tritonen kaum abzuweichen. Bei Vorhandensein der fünfstrahligen Konfiguration läßt sich äußerlich die Ansatzstelle des Rachensegels cranialwärts nicht abgrenzen, es gewinnt jedoch die Mundbucht nach Isolierung des Geruchsgrübchens die Gestalt, wie sie GREIL (1905) von *Triton* in fig. 1, II abbildet (Fig. 93). Durch Näherung und schließliche Verschmelzung des ventralen Teiles der Mandibularbogen wird anfänglich der distale Strahl schmaler, während die 2 seitlichen Strahlen sich verbreitern und verlängern; dann endlich verschwindet ersterer. Es resultiert hieraus anfänglich eine querverlaufende Mundbucht mit einer kurzen, medianen, distalwärts gerichteten Ausladung (Fig. 96, entsprechend GREIL's fig. 1, III), welche dann undeutlich wird (Fig. 113) und schließlich verschwindet; es geht daraus eine querverlaufende, leicht nach vorn konvex gekrümmte Mundbucht hervor (Fig. 114, entsprechend GREIL's fig. 1, IV). Indem nun die Konvexität zunimmt, entsteht ein Mund in Gestalt eines ziemlich stark gekrümmten Bogens (Fig. 116, entsprechend GREIL's fig. 1, V), wie ihm auch noch viele ältere Larven aufweisen. Die Mundbucht bzw. die Mundöffnung findet sich an Embryonen des 1. SCHWALBE'schen Embryonalstadiums an der ventralen Seite



des Kopfes in namhafter Entfernung vom proximalen Körperende. Die Zeit des Durchbruchs der Rachenmembran fällt etwa in das Embryonalstadium Fig. 98 u. 113.

Die Anlage der vordern Extremität erreicht bis zur Zeit des Ausschlüpfens der Larve nahezu die Länge von 1 mm; die Anlage der hintern Extremität wird zu dieser Zeit eben sichtbar.

Die Pigmentierung des Embryos beginnt annähernd zur Zeit des Auftretens der äußern Kiemen in der Nackengegend und schreitet von dort aus allmählich proximal- und distalwärts vor (Fig. 111).

Am meisten wird in dieser Epoche das Äußere der Embryonen durch das Auftreten zweier Bildungen, der äußern Kiemen und des RUSCONI'schen Häkchens, beeinflusst. Erstere treten ziemlich gleichzeitig in den dorsalen Abschnitten der 3 Kiemenbogen als 3 winzige Knötchen auf (Fig. 88, 89, 90, 106 u. 107) und wachsen vorerst fadenförmig aus, wobei sie mitunter knieförmig geknickt erscheinen (Fig. 93—95, 108 u. 109).

Sobald sie eine Länge von ungefähr 1 mm erreicht haben, trifft man an ihnen flache Wärzchen (Fig. 96, 110 u. 111), die ersten Anlagen der Kiemenfransen, welche dann länger wachsen, während proximalwärts neue Wärzchen am Kiemenkörper auftreten (Fig. 98, 99, 100 u. 112), und zwar derart, daß eine Fiederkieme hervorgeht. Auch hier findet man häufig knieförmig geknickte Kiemenkörper (Fig. 111, 112 u. 113). Das Wachstum erfolgt, wie GREIL (1906), dem unter andern auch *Salamandra atra* als Untersuchungsmaterial gedient hat, hervorhebt, hauptsächlich vom proximalen Abschnitt aus.

Das RUSCONI'sche Häkchen findet man frühestens an etwa  $6\frac{1}{2}$  mm langen Embryonen (Fig. 88) als ein kleines Wärzchen, ähnlich den Kiemenknötchen, im ventralen Teil des Mandibularbogens angelegt. Seine größte Ausbildung scheint es zu der Zeit zu besitzen, wenn sich die Kiemenfransen anzulegen beginnen (Fig. 94, 108, 109 u. 110); bereits an Embryonen mit noch kurzen Kiemenfransen (Fig. 112 u. 113) erscheint es regelmäßig schon wieder verkürzt; an bereits ausgeschlüpften Larven habe ich es bisher nie beobachten können. Wenn auch der Kieferfortsatz fast regelmäßig an Keimlingen mit fadenförmigen Kiemen angetroffen wird, liegt doch die Möglichkeit vor, daß er vielleicht mitunter nicht zur Ausbildung kommt; wenigstens vermißt man ihn manchmal an Embryonen, welche in ihrer Ausbildung sonst mit jenen Stadien übereinstimmen, an denen man das Häkchen in der Regel schon bzw.

noch sehen kann, was zum allerwenigsten auf eine Inkonstanz im Auftreten und Verschwinden desselben hindeutet; auch erscheint mitunter an Stadien, die sonst einen sehr kräftigen Kieferfortsatz zu tragen pflegen, derselbe verschwindend klein, indem sich nur eine niedere Prominenz vorfindet (Fig. 96). In welcher Weise der Fortsatz verschwindet, läßt sich vorläufig mit Bestimmtheit nicht sagen (es wäre hierzu wohl die fortgesetzte Beobachtung an einem und demselben im Aquarium gezogenen Embryo nötig); ich habe jedoch keine Anhaltspunkte gewonnen, daß er ganz oder teilweise abgestoßen würde, sondern meine, daß er resorbiert wird.

Im Rusconi'schen Häkchen dürften wir es wohl vielleicht mit einer für die Urodelen phyletisch ungemein wichtigen Bildung zu tun haben. In dieser Voraussicht ließ ich es mir auch angelegen sein, zu erforschen, ob bei *Salamandra maculosa* das Rusconi'sche Häkchen vermißt wird. Es gelang mir, eines Weibchens vom Feuersalamander habhaft zu werden (am 28. Juli in einer Seehöhe von 1250 m), dessen 47 Embryonen eine Ausbildung zeigten, wie es das in Fig. 94 oder 96 abgebildete Embryonalstadium vom Alpensalamander aufweist. Bei *Salamandra maculosa* war an jener Stelle, wo bei *Salamandra atra* der Fortsatz sitzt, eine mäßige knötchenförmige Prominenz vorhanden, etwa wie sie im Embryonalstadium Fig. 96 hervortritt; sie verschwand an Larven, welche 2 Tage im Wasser sich weiter entwickelt hatten. (Es gelingt spielend, Larven von *Salamandra maculosa* wenigstens vom bezeichneten Embryonalstadium an wochenlang am Leben zu erhalten.) CLEMENS (1895) hat der Vermutung Ausdruck gegeben, daß vielleicht lebend gebärenden Salamandrinen der Kieferfortsatz fehle, zumal RUSCONI, der bei *Triton* das Häkchen zuerst beschrieben und abgebildet hat (1821), von *Salamandra maculosa* dieses weder erwähnt noch zur Darstellung bringt (1854). Diese Vermutung trifft nicht zu, da es nach meinen Untersuchungen keinem Zweifel unterliegen kann, daß sowohl *Salamandra maculosa* als auch *Salamandra atra* das Rusconi'sche Häkchen besitzen. Ob bei erstem jedoch der Kieferfortsatz eine namhafte Länge erreicht oder ob er auch in seiner größten Ausbildung nur ein Kieferknötchen, wie in den beobachteten Fällen, vorstellt, bleibt vorläufig noch festzustellen. Noch wichtiger scheint mir die Lösung der Frage, ob bei *Salamandra maculosa* mitunter der Fortsatz wie bei den Amblystomatiden (dort dürften die divergierenden Angaben hierüber wohl darauf zurückzuführen sein, daß verschiedene Species

zur Untersuchung kamen) fehlt, und, wenn dies der Fall ist, in welcher relativen Häufigkeit dies zutrifft.

Das RUSCONI'sche Häkchen wird von den meisten Autoren (VAN BAMBEKE 1880, BALFOUR 1881, CLEMENS 1895, GREIL 1906) als ein Haftorgan aufgefaßt, was GREIL auch damit begründet, daß die einzelnen Zellen der Deckschicht an der Spitze dieses Fortsatzes hakenförmig nach außen vortreten. Von VAN BAMBEKE (1880) wird es für das Analogon der Saugnäpfe der Anuren gehalten, und CLARK (s. BALFOUR 1881, p. 128) scheint ihm eine große Bedeutung für die Stabilität des Embryos, welcher um diese Zeit mit Extremitäten noch nicht versehen ist, zugemutet zu haben; er nennt nämlich die Fortsätze Balancierstangen. Die Möglichkeit, daß das RUSCONI'sche Häkchen eine Kieme des Mandibularbogens sei oder mit Kiemen überhaupt eine Beziehung habe, wurde zuerst von MAURER (1888) in Erwägung gezogen; später (1902) hat sich dieser Autor auf Grund der Art der Einschaltung des Fortsatzes in den Blutkreislauf entschieden dagegen ausgesprochen, und GREIL (1906) ist auf Grund der rein ectodermalen Bekleidung des Kieferfortsatzes zu demselben Resultate gekommen. Auch die Möglichkeit, daß das Häkchen ein Tastorgan sei, wurde erwogen, ohne daß diese Ansicht ernstlich wäre verfochten worden. Bei *Salamandra atra* dürfte es sich wohl nur um eine rudimentäre, physiologisch belanglose Bildung handeln.

8. Die Umgestaltungen der Larven vom Auftreten der hintern Extremitäten (vom Ausschlüpfen) bis zum vollständigen Verlust der äußern Kiemen (bis zur Geburt).

Die Umgestaltungen, welche die nunmehr stark pigmentierten Larven des Alpensalamanders von ihrem Ausschlüpfen bis zur Geburt, also in dem Zeitraume des 2. und 3. SCHWALBE'schen Entwicklungsstadiums, erfahren, sind äußerlich, abgesehen vom Längenwachstum, hauptsächlich durch die Umformungen, welche den Flossensaum, die Extremitäten und die Kiemen betreffen, und durch das Auftreten der Organe des Seitensystems bedingt.

Die relative Schwanzlänge (vom Afterwulst bis zur Schwanzspitze gemessen) ändert sich kaum merklich und beträgt ungefähr  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge oder wenig darüber; der Flossensaum verliert sich zuerst am Rücken, dann an Larven, welche die Länge von 40—45 mm überschritten haben, auch am Schwanze vollständig (vgl. Fig. 131 u. 135).

Die Organe der Seitenlinie und die Anlagen der beiden Parotiden,



von LEYDIG (1868) den Organen des sechsten Sinnes zugezählt, werden als helle rundliche Flecken an etwa 16 mm langen Larven erkenntlich. Die dorsale Seitenlinie liegt an der Rückenfläche des Rumpfes und Schwanzes beiderseits neben der Medianlinie und reicht bis zur Schwanzspitze, während die laterale Linie den Rumpf nicht überschreitet; am Kopfe finden sich die Organe beiderseits hinter den Augen. Die Entwicklung und die daraus sich ergebende Bedeutung dieser Organe habe ich bereits (1908, p. 549 u. 550) mitgeteilt; sie sind die Anlagen der Giftdrüsen und erscheinen an jüngern Larven deshalb hell, weil das darunterliegende Pigment durch die platten-, später linsenförmige Epithelverdickung nicht mehr durchschimmert. Sobald die Organe zu acinösen Drüsen ausgewachsen sind und sich bis auf einen dünnen Stiel von der Epidermis losgetrennt haben, wird das Pigment der Cutis wieder sichtbar, weshalb die Bildungen an Photogrammen älterer Larven weniger deutlich erscheinen.

An den vordern Extremitäten 15 mm langer Larven beginnen die Anlagen der Zehen sichtbar zu werden; an etwa 22—25 mm langen Larven sind alle 4 Zehen der etwa 4 mm langen vordern Extremität erkenntlich; zu dieser Zeit mißt die hintere Extremität erst etwa 2 mm; sie zeigt aber auch schon die Spuren von Zehenanlagen, deren 5 man an etwa 28—30 mm langen Larven an dem nunmehr 3—4 mm langen Hinterbein getrennt erkennen kann. Erst an 37—38 mm langen Larven kommt die hintere Extremität an Länge der vordern gleich (beide betragen zu dieser Zeit etwa 7 mm) und überflügelt dann letztere, so daß an einer geburtsreifen Larve die vordere Extremität etwa 9—10, die hintere 11—12 mm mißt.

Die Länge der Kiemen beträgt zur Zeit des Ausschlüpfens etwa  $1\frac{1}{2}$ —2 mm. Eine 20 mm lange Larve besitzt durchschnittlich  $5\frac{1}{2}$  mm, eine 25 mm lange  $10\frac{1}{2}$  mm, eine 30 mm lange 17 mm, eine 35 mm lange  $18\frac{1}{2}$  mm und eine 40 mm lange 20 mm lange dritte Kiemen. Larven, welche über 40 mm messen, zeigen dann eine allmähliche mäßige Verkürzung der Kiemen, die um so mehr zunimmt, je mehr sich die Larve der Geburtsreife nähert. Diese Zahlen sind auf Grund zahlreicher Messungen, welche an Larven aller Größen vorgenommen wurden, festgestellt worden; sie sind nur Durchschnittszahlen, von welchen gelegentlich die tatsächlich vorgefundenen Kiemenlängen namhaft abweichen können.

Nach dem Alter der Larven wechselt das Aussehen der Kiemen sehr, was in deren eigentümlichen Wachstum begründet ist. An



Kiemen junger, etwa 22 mm langer Larven (Fig. 100, 117, 121, 122) erscheinen die distalen Fransen am längsten, während die proximalen kurz, oft noch knötchenförmig sind. An Kiemen etwa 25 bis 35 mm langer Larven sind die Kiemenfransen unter sich annähernd gleich und fadenförmig; dieser Zustand ändert sich dann in der Weise, daß die proximalen Fransen an ihrer Basis sich stärker verbreitern, als dies an den distalen der Fall ist. Erst an Larven, welche länger sind als 40 mm, pflegen die distalen Fransen sich zu verkürzen, auf welche Erscheinung vorerst die Verkleinerung der Kiemen zurückzuführen ist. Der Kiemenkörper selbst und gleichzeitig mit ihm die Kiemenfransen, verfallen erst einige Zeit, vermutungsweise einige Wochen, vor der Geburt einem relativ raschen Schwunde. Nur in jenen Fällen, in denen in der Alpenregion die Geburt von Larven, deren Kiemenreduktion schon vorgeschritten ist, gegen Ende des 3. Trächtigkeitsjahres nicht mehr erfolgt, mithin der Winter in die Zeit der Kiemenreduktion fällt, dauert sie viel länger.

Die von CLEMENS (1895, fig. 19) abgebildete Kieme von *Salamandra atra* stellt offenbar eine bereits in Reduktion befindliche vor; denn in allen meinen Abbildungen mit Ausnahme Fig. 134 u. 135 mißt der Kiemenkörper weniger, als die Längsachse der Fransen beträgt, er ist also auch viel schmaler, als die von CLEMENS gegebene Abbildung zeigt; gleichwohl muß zugestanden werden, daß die von diesem Autor beanstandete Abbildung v. CHAUVIN'S (1877, fig. 4) den Kiemenkörper übertrieben schmal zur Darstellung bringt.

Die durchschnittliche Länge der Kiemen überwinteter Larven des 3. SCHWALBE'schen Embryonalstadiums scheint weniger zu betragen als die noch nicht überwinteter; so fand ich z. B. 36—38 mm lange Larven des dritten Jahrgangs mit dritten Kiemen von nur 15 mm Durchschnittslänge, während diese bei gleich langen Larven des zweiten Jahrgangs etwa 20 mm betrug.

Unter den 3 Kiemen ist in der Regel die dritte die längste; die zweite ist bedeutend kürzer als diese, jedoch fast durchgehend länger als die erste. Die Kiemen sind an ihrer Basis, wie schon CLEMENS hervorhebt, häufig miteinander verwachsen.

Mitunter, aber nicht häufig, habe ich an überwinterten Larven des 2. Stadiums (von etwa 25 mm Länge) zwischen den Kiemenfransen knötchenförmige Ansätze angetroffen, von denen ich es dahingestellt sein lasse, ob es sich etwa um eine Neubildung von Kiemenfransen handelt oder ob die beobachteten Bildungen mit der

Verbreiterung der Kiemenfransen an ihrer Basis im Zusammenhang stehen oder endlich ob ihnen eine andere Bedeutung zukommt.

Die Zahl der Fransen der 3. Kieme mag dort, wo sie alle bereits zur Ausbildung gekommen sind, durchschnittlich 20 betragen; die 2. und 1. Kieme besitzen weniger Fransen. CLEMENS dagegen spricht von 20—40 Fransen jederseits und bildet auch eine Kieme mit jederseits nahezu 40 Fransen ab (fig. 19). Da ich die Zahl der Fransen an meinen zahlreichen Larven ziemlich konstant finde und auch nicht einmal eine Kieme mit jederseits nur 30 Fransen angetroffen habe, so vermute ich, daß die Salamander der verschiedenen Standorte möglicherweise in der Zahl der Kiemenfransen differieren könnten.

Sobald die Larve den Dotter aufgezehrt hat — sie ist zu dieser Zeit durchschnittlich 34 mm lang — besitzt sie den relativ größten Leibesumfang (Fig. 129). Das Maximum der Kiemenlänge wird unmittelbar darauf erreicht; es scheint dies offenbar mit der Resorption des im Darm aufgespeicherten Dotters in einem physiologischen Zusammenhang zu stehen.

### Zusammenfassung.

Die telolecithalen Eizellen von *Salamandra atra* sind meist kuglig, nur in seltenen Fällen etwas länglich. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 1,6 und 2,2 mm; das polständige Protoplasma nimmt etwa  $\frac{2}{5}$ , das Deutoplasma  $\frac{3}{5}$  der Eioberfläche ein. Der Durchmesser der Gallerthülle des Eies übertrifft den der Eizellen um das zwei- bis dreifache. Nur das erste Ei, das in seltenen Fällen 2 Eizellen enthält, wird am caudalen Ende des Eischlauches befruchtet.

Die Furchung ist eine totale inäquale. Die erste Furche verläuft meridional und schneidet am vegetativen Pol wahrscheinlich schon vor, sicherlich aber spätestens unmittelbar nach dem Auftreten der zweiten Furchen durch; letztere verlaufen in den meisten Fällen meridional; es kommen jedoch auch Vertikalfurchen zur Beobachtung; die dritten Furchen sind fast ausnahmslos Latitudinalfurchen; die vierten meist Vertikal- und Meridionalfurchen. Durch den weiteren Furchungsprozeß, der in den animalen Teilen sichtlich schneller abläuft, entsteht vorerst eine Morula, deren Micromerenanteil vom Macromerenanteil noch übertroffen wird, und dann eine Blastula, deren animaler Oberflächenanteil hingegen den vegetativen an Größe übertrifft.

Als erste sichtbare Kennzeichen des beginnenden Gastrulationsprozesses erscheint in der vegetativen Polgegend eine zackige Linie oder eine sternförmige Figur, aus der allem Anschein nach der sichelförmige Urmund hervorgeht; dieser nimmt hierauf eine halbkreisförmige, dann eine kreisförmige Gestaltung an. Hierdurch wird ein Teil der vegetativen Zellen als Dotterpfropf innerhalb des Urmundringes aufgenommen, ein anderer Teil bleibt aber noch als Macromerenfeld unterhalb der ventralen Urmundlippe erkenntlich. Durch Verkleinerung des Urmundringes verkleinert sich auch der Dotterpfropf, bis er endlich verschwindet. Durch Vorschreiten der Zone der animalen Zellen wird das Macromerenfeld eingeengt und schließlich umwachsen; es kommt hierbei zuerst zu einer medianen Rinne ventral vom Urmund (ventrale Umwachsungsrinne) und später noch zu zwei seitlichen bogenförmigen Furchen, die anscheinend unmittelbar vor Vollendung des Umwachsungsprozesses auftreten. Nach Verschwinden der seitlichen Furchen bleibt nur mehr ein medianer Urmundspalt bestehen. Zu Beginn des Gastrulationsprozesses sind mitunter neben dem sichelförmigen Urmund noch zwei Bildungen wahrnehmbar: eine ringförmige Einziehung in der Äquatorialgegend und eine leicht bogenförmig gekrümmte Furche vor dem Urmund.

Vor dem nunmehr verkürzten medianen Urmund erscheint die Rückenrinne, zu deren Seite die Medullarwülste von vorn nach hinten fortschreitend auftreten. Die Berührung der Wülste erfolgt zuerst im Rumpfgebiete, dann in der hintern, zuletzt in der vordern Gegend des Embryos. Der Schluß des Rohres hingegen beginnt zuerst cranial und schreitet von dort caudalwärts fort.

In der Zeit vom Schluß des Medullarrohres bis zum Auftreten der ersten Kiemenfurche zeigt der Embryo einen konvex gekrümmten Rücken. Die Anlage des Gehirns gliedert sich in die 3 Hirnbläschen und in die beiden Augenblasen; die Scheitelkrümmung tritt auf. In der Aftergegend ist eine Einsenkung bemerkbar.

Durch Auftreten der ersten Kiemenfurche wird hinter dem Mandibularbogen der Hyoidbogen abgegliedert; diesem folgen dann die drei Kiemenbogen, in deren dorsalen Abschnitt die äußern Kiemen sich anzulegen beginnen; während dieser Vorgänge in der Kiemenregion erfolgt die Aufkrümmung und Streckung der Embryonalanlage, in deren Anschlusse es zur Ausbildung einer Rückenkonkavität kommt; ferner die Anlage des Schwanzes und des Flossen-saumes; dann die Ausbildung der Nackenkrümmung, die Bildung



des Zwischenhirns und der Hemisphärenbläschen; die Anlage des Geruchs- und Gehörorgans und endlich die Anlagen der vordern Extremität.

In der Zeit vom Auftreten der äußern Kiemen bis zum Erscheinen der hintern Extremitäten wachsen erstere zuerst fadenförmig aus; dann erscheinen an ihnen die Anlagen der distalen Kiemenfransen, die zur Zeit des Ausschlüpfens bereits eine namhafte Länge erreicht haben. Zu dieser Zeit hat der Schwanz sich bis zu  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge und darüber verlängert. Die Rückenkonkavität bleibt erhalten. Die Linse tritt schon am Anfange der Epoche auf; gegen Ende derselben reißt die Rachenhaut ein. Es erscheint das Rusconi'sche Häkchen, das rudimentär bleibt, in seinem Auftreten und Verschwinden sehr inkonstant ist und für *Salamandra atra* anscheinend eine physiologisch belanglose Bildung ist.

Die Kiemen bereits ausgeschlüpfter Larven nehmen vorerst ziemlich gleichmäßig an Länge zu, erreichen an etwa 40 mm langen Larven ihr Maximum und zeigen dann eine allmähliche mäßige Verkürzung, der dann vor der Geburt ein relativ rascher Kiemenschwund folgt.

An der vordern Extremität beginnt die Anlage der Zehen an etwa 15 mm, an der hintern an etwa 25 mm langen Larven; die hintere Extremität erreicht an Länge die vordere an etwa 37—38 mm langen Larven.

Die Anlagen der Giftdrüsen (Seitenorgane, Organe des sechsten Sinnes) treten an etwa 16 mm langen Larven auf.

### Schlußwort.

Eine der Hauptaufgaben der Embryologie ist es, durch Untersuchung der Ontogenie der Tiere Aufschlüsse für deren phyletische Stellung zu gewinnen. Was ich von den Resultaten vorliegender Untersuchung für die Abstammungsfrage des Alpensalamanders für wichtig halte, werde ich im Folgenden besprechen; allerdings muß hervorgehoben werden, daß ein eingehender Vergleich zwischen den Embryonen des Alpensalamanders und denen des Feuersalamanders, seines angeblich nächsten Verwandten, vielfach noch nicht gezogen werden kann, da eine umfassende Untersuchung über die Entwicklungsgeschichte von *Salamandra maculosa* bisher nicht vorliegt.

Die Eizelle von *Salamandra atra* mißt nur 1,6—2,2 mm; sie ist somit im Gegensatz zu den dotterreichen Eiern von *Salamandra*



*maculosa*, die nahezu den doppelten Durchmesser besitzen, dotterarm und schließt sich in dieser Beziehung den Eiern der Tritonen und Amblystomatiden an.

Die ganze weitere Embryonalentwicklung des Alpensalamanders weicht von der von *Salamandra maculosa* namhaft ab und schließt sich der Entwicklung der Tritonen und Amblystomatiden eng an. So sind die Differenzen im Auftreten der Furchen am animalen und vegetativen Teil beim Alpensalamander nicht so bedeutend wie beim Feuersalamander; in spätern Entwicklungsstadien erscheint der Dotter gegenüber der übrigen Embryonalanlage unbedeutend während bei *Salamandra maculosa* der Embryo eher wie ein Anhängsel des Dotters erscheint. Allerdings sind diese Unterschiede keine tiefgreifenden; die Furchung ist da und dort total, die Dottermasse verschwindet bei beiden Species, ohne jemals die Gestalt eines Dottersackes wie etwa bei Selachiern usw. angenommen zu haben.

Die Gastrulation von *Salamandra maculosa* ist nur in den wesentlichsten Punkten von GRÖNROOS (1898) festgestellt; sie stimmt hierin mit der des Alpensalamanders ebenso überein wie mit der anderer Urodelen und Anuren. Einen weitem Vergleich erlauben die von diesem Autor vorgebrachten Daten nicht. Wohl aber bietet die Gastrulation von *Triton* und *Axolotl* mit der von *Salamandra atra* einige Vergleichungspunkte. So fand z. B. KOPSCH (1895) ventral vom Dotterpfropf eine Rinne, die er als „Afterrinne“ bezeichnete; ich fand an derselben Stelle die ventrale Umwachsungsrinne; eine Homologie dieser Bildungen ist durchaus nicht ausgeschlossen; andererseits entdeckte HERTWIG (1883) bei *Triton taeniatus* seitlich vom medianen Urmundspalt 2 bogenförmige Furchen; ähnliches fand ich beim Alpensalamander; es besteht auch hierbei die Möglichkeit einer Homologie beider Bildungen; in einem solchen Falle würde dann auch aller Wahrscheinlichkeit nach wenigstens bei *Triton taeniatus* ein Teil der außerhalb des Urmundes gelegenen Macromeren durch einen gesonderten Umwachsungsprozeß in das Innere des Embryos aufgenommen. Es ist naheliegend, die Verkleinerung des Macromerenfeldes durch Umwachsung von Seite der Micromeren den analogen Vorgängen der Umwachsung des Dotters, wie sie bei den großen dotterreichen Eiern der Selachier, Sauropsiden usw. stattfindet, an die Seite zu stellen und hierfür auch eine ähnliche Ursache, den Dotterreichtum, anzunehmen. Da nun bei andern Amphibien, deren Dotterreichtum von dem des Alpensalamanders nicht namhaft abweicht, der Gastrulationsprozeß allein zur

Beförderung der vegetativen Zellen ins Innere des Embryos anscheinend hinreicht, liegt die Vermutung nahe, daß das Ei des Alpensalamanders sekundär dotterarm sei, wie es z. B. für die Eier der Tritoniden und Amblystomatiden Bussy (1905, p. 534) auf Grund der unregelmäßigen Furchungsbilder, die auch für *Salamandra atra* zutreffen, angenommen hat. Es wäre dann aber von *Salamandra maculosa* noch sehr fraglich, ob diese Species, wie dieser Autor anzunehmen geneigt ist, ein direkter Abkömmling eines Urodels mit dotterreichen Eiern sei oder ob sie hingegen als Abkömmling einer eierlegenden Urodelenform mit sekundärer Dotterarmut ihrerseits den Dotterreichtum im Anschlusse an die Viviparität erworben habe. Vom physiologischen Standpunkte läge letzteres sehr im Bereiche der Möglichkeit, während es als durchaus unzweckmäßig und überflüssig erscheinen müßte, wenn — unter der Voraussetzung einer direkten Abstammung des Alpensalamanders vom Feuersalamander — ersterer den Dotterreichtum eingebüßt und diesen etwa durch Vermehrung der Eier einigermaßen ersetzt hätte.

Vielleicht ist das Rusconi'sche Häkchen berufen, in diesen heiklen Fragen zur Entscheidung wesentlich beizutragen; denn wenn dieses Organ beim Feuersalamander stets nur als winziges Höckerchen auftritt, wie ich es bei ihm bisher gefunden habe, so erscheint doch schon hierdurch eine direkte Abstammung des Alpensalamanders vom Feuersalamander nahezu ausgeschlossen; denn daß der Fortsatz durch die Viviparität an Bedeutung verloren hat, kann kaum bezweifelt werden. Wichtig ist ferner die Frage, ob die andern Urodelen mit dotterreichen Eiern (die *Amphiumidae*, *Proteidae* usw.) das Rusconi'sche Häkchen besitzen; wenn dies nicht zutreffen sollte, würde auch *Salamandra maculosa* durch den Hakenfortsatz nähern Anschluß an die Tritoniden und Amblystomatiden gewinnen.

Der Auffassung einer direkten Abstammung des Alpensalamanders vom Feuersalamander bin ich bereits (1909, p. 55 ff.) entgegengetreten. Ich habe hervorgehoben, daß diese Auffassung nicht genügend gestützt sei, daß man im Gegenteil an andere Möglichkeiten, insbesondere an die Abstammung von einer eierlegenden, etwa den Tritonen angehörenden Form denken müsse. Über die hochwichtige Frage der Homologie der Uteri beider Tiere konnte ich damals keine Aufschlüsse geben; heute kann ich in dieser Hinsicht einige Beobachtungen mitteilen. Der Oviduct des Alpensalamanders besteht vor Beginn der Trächtigkeit aus einem langen, dünnen Eischlauch, dem sich distal ein kurzer, dicker Abschnitt anfügt, der

die SIEBOLD'schen Schläuche und die Spermatozoen enthält; ich will ihn den SIEBOLD'schen Abschnitt des Oviducts nennen; *Salamandra maculosa* besitzt vor dem Beginn der Trächtigkeit einen sehr langen Eischlauch und einen sehr langen SIEBOLD'schen Abschnitt. Bei beiden Species findet im Eischlauch die Bildung der Gallerthülle statt. Der Uterus von *Salamandra atra* geht in seinen untersten Partien aus einem kurzen, cranialen Stückchen des SIEBOLD'schen Abschnitts hervor; dort wird das Embryonalei befruchtet; zum größten Teile wird er von den distalen Partien des Eischlauches gebildet. An der Bildung des Uterus von *Salamandra maculosa* beteiligt sich nur der ganze SIEBOLD'sche Abschnitt, der Eischlauch nimmt dagegen daran keinen Anteil. Es wird hierdurch auch begreiflich, warum bei *Salamandra atra* nur ein Ei, bei *Salamandra maculosa* hingegen alle Eier befruchtet werden. Die Annahme SCHWALBE'S (1895), daß beim Feuersalamander die Eier im cranialen Teil des Oviducts befruchtet werden, kann sich keinesfalls bewahrheiten.

Zwischen *Salamandra atra* und *Salamandra maculosa* bestehen derart große anatomische, embryologische und biologische Verschiedenheiten, daß die Möglichkeit einer direkten Abstammung des Alpensalamanders vom Feuersalamander kaum mehr ernstlich in Betracht gezogen werden kann. *Salamandra atra* zeigt in den Merkmalen, welche ihn vom Feuersalamander unterscheiden, vielfach eine Zugehörigkeit zu den eierlegenden Tritoniden und Amblystomatiden. Mit diesen scheint er in näherer Verwandtschaft zu stehen als mit dem gefleckten Salamander; jedenfalls aber erscheint es sehr fraglich, ob der dem Alpen- und Feuersalamander gemeinsame Gattungs- „*Salamandra*“ berechtigt sei.

---

## Literaturverzeichnis.

- BALFOUR, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von B. VETTER, Vol. 2, Jena 1881.
- BRACHET, A., Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et anoures (*Siredon pisciformis*. — *Rana temporaria*), in: Arch. Biol., Vol. 19, p. 1—243, 1903.
- BRAUS, H., Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 29 (N. F., Vol. 22), p. 512—514, 1895.
- , Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula, in: Anat. Anz., Vol. 20, p. 238—240, 1901.
- BREHM, A., Thierleben, 3. Aufl., Leipzig u. Wien, 1890—1893.
- BUSSY, L. P., Die ersten Entwicklungsstadien des *Megalobatrachus maximus*, in: Zool. Anz., Vol. 28, p. 532—536, 1905.
- V. CHAUVIN, M., Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von *Salamandra atra*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 29, p. 324—351, 1879.
- CLEMENS, P., Die äusseren Kiemen der Wirbeltiere, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 5, p. 51—156, 1895.
- CZERMAK, J. J., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des schwarzen Salamanders, in: Medic. Jahrb. österr. Staat., Vol. 45 (N. F., Vol. 36), p. 1—13, 1843.
- GREIL, A., Ueber die Bildung des Mundes bei *Triton alpestris*, in: Anat. Anz., Ergänzungsh. z. Vol. 27, p. 31—37, 1905.
- , Ueber die Homologie der Anamnierkiemen, in: Anat. Anz., Vol. 28, p. 257—272, 1906.
- GRÖNROOS, H., Ueber die Eifurchung bei den Tritonen, Akad. Abh., Helsingfors 1890.
- , Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders (*Salamandra maculosa* LAUR.). I. Fortpflanzung, Ovarialei, Furchung, Blastula, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 6, p. 153—247, 1895.
- , Die Gastrula und die primitive Darmhöhle des Erdsalamanders (*Salamandra maculosa* LAUR.), in: Anat. Anz., Vol. 14, p. 456—463, 1898.
- HERTWIG, O., Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere, Jena 1883.
- HOCHSTETTER, F., Beiträge der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Venensystems der Amphibien und Fische, in: Morphol. Jahrb., Vol. 13, p. 119—172, 1888.
- , Entwicklung des Venensystems der Wirbeltiere, in: Anat. Hefte, Abt. 2, Vol. 3, p. 460—489, 1894.



- HOCHSTETTER, F., Die Entwicklung des Blutgefäßsystems (des Herzens nebst Herzbeutel und Zwerchfell, der Blut- und Lymphgefäße, der Lymphdrüsen und der Milz in der Reihe der Wirbeltiere), in: O. HERTWIG's Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, Vol. 3, T. 2, p. 21—166, Jena 1901 u. 1903.
- ISHIKAWA, The gastrulation of the gigantic Salamander, *Megalobatrachus maximus*, in: Zool. Mag., Vol. 17, 1905. Zitiert nach einem Referat von G. OSAWA, in: Jahresber. Fortschr. Anat. Entw.-Gesch., Vol. 2, p. 213, 1905.
- KAMMERER, P., Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* und *maculosa*, S.-A., Leipzig 1903, und in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 17, p. 165—264, 1904.
- KEIBEL, F., Die Entwicklung der äusseren Körperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten 2 Monaten, in: O. HERTWIG's Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, Vol. 1, T. 2, p. 1—174, 1902.
- KOPSCH, FR., Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl- und Froschei, in: Anat. Anz., Ergänzungsh. z. Vol. 10, p. 181—189, 1895.
- KUPFFER, C., Primäre Metamerie des Neuralrohres der Vertebraten, in: SB. Akad. Wiss. München, math.-phys. Cl., Vol. 15, p. 469—476, 1885.
- v. KUPFFER, K., Die Morphogenie des Centralnervensystems, in: O. HERTWIG's Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, Vol. 2, T. 3, p. 1—272, Jena 1905.
- LEYDIG, FR., Ueber die Organe eines sechsten Sinnes, in: Verh. Leopold. Carol. Akad. Naturf., Vol. 34, 1868.
- MAURER, FR., Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien, und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern, in: Morphol. Jahrb., Vol. 14, p. 175—222, 1888.
- , Die Entwicklung des Darmsystems, in: O. HERTWIG's Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Vol. 2, T. 1, p. 109 bis 252, Jena 1902.
- RUSCONI, M., Amours des Salamandres aquatiques et développement du têtard de ces Salamandres depuis l'oeuf jusqu'à l'animal parfait, Milan 1821.
- , Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre, Pavie 1854.
- v. SCHREIBERS, C., Ueber die spezifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erdsalamanders oder Molches und der höchst merkwürdigen, ganz eigentümlichen Fortpflanzungsweise des letzteren, in: Isis (OKEN), p. 527—533, 1833.
- SCHULTZE, O., Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von *Rana fusca*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 47, p. 325—352, 1888.
- SCHWALBE, G., Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Salamandra atra* und *maculosa*, in: Ztschr. Biol., Vol. 34 (N. F., Vol. 16), p. 340—396, 1896.

- SEEMANN, J., Ueber die Entwicklung des Blastoporus bei *Alytes obstetricans*, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 33, p. 315—409, 1907.
- SEMON, R., Die äussere Entwicklung des *Ceratodus Forsteri*, in: SEMON, R., Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Vol. 1, p. 29—50, 1893.
- , Die Furchung und Entwicklung der Keimblätter bei *Ceratodus Forsteri*, *ibid.*, Vol. 1, p. 301—332, 1900.
- VAN BAMBEKE, CH., Nouvelles recherches sur l'embryologie des batraciens. I. Enveloppes ovulaires et transformations embryonnaires externes des Urodèles, in: Arch. Biol., Vol. 1, p. 306—334, 1880.
- VAN DER HOEVEN, J., Fragments zoologiques sur les Batraciens. § 2. Quelques observations sur la Salamandre noire des Alpes (*Salamandra atra* LAUR.), in: Mem. Soc. Mus. Hist. nat. Strassbourg, Vol. 3, p. 3—6, 1840.
- WOLFF, W., Die beiden Keimblätter und der Mittelkeim, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 28, p. 425—448, 1886.
- WUNDERER, H., Ueber Terminalkörperchen der Anamnien, *ibid.*, Vol. 71, p. 504—569, 1908.
- , Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders (*Salamandra atra* LAUR.), in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Syst., p. 23—80, 1909.

### Erklärung der Abbildungen.

Die Embryonen des Alpensalamanders sind in den Figg. 1—66 u. 101—116 in 15facher, in den Figg. 67—100 in 10facher und in den Figg. 117—137 in  $2\frac{1}{2}$ facher Vergrößerung abgebildet, in den Figg. 138 u. 139 in natürlicher GröÙe dargestellt.

#### Tafel 25.

Fig. 1. Ungefurchte (befruchtete) Eizelle aus dem caudalen Abschnitt eines schlauchförmigen Oviducts.

Fig. 2 u. 3. Furchungsstadium im Beginn des Auftretens der 1. Furche von oben (Fig. 2) und von der Seite (Fig. 3) gesehen.

Fig. 4. Vorgeschrittenes 1. Furchungsstadium, von oben gesehen.

Fig. 5. Vorgeschrittenes 1. Furchungsstadium, von unten gesehen.

Fig. 6, 7 u. 8. 2. Furchungsstadien, von oben gesehen. In Fig. 6 sind die beiden 1. Furchen annähernd ins Kreuz gestellt, in den andern Figuren bilden sie mehr (Fig. 8) oder weniger (Fig. 7) ausgeprägte Brechungsfiguren.

Fig. 9. Ein 2. Furchungsstadium, von unten gesehen.

Fig. 10 u. 11. Ein 2. Furchungsstadium mit abnorm verlaufenden Furchen, von oben (Fig. 10) und unten (Fig. 11) gesehen. Weitere Erklärungen im Texte.

Fig. 12 u. 13. Ein 3. Furchungsstadium, von oben (Fig. 12) und von der Seite (Fig. 13) gesehen.

Fig. 14. Ein 3. Furchungsstadium, von unten gesehen.

Fig. 15 u. 16. Ein 4. Furchungsstadium, von oben (Fig. 15) und von der Seite (Fig. 16) gesehen.

Fig. 17, 18 u. 19. Mäßig weit vorgeschrittenes Furchungsstadium, von oben (Fig. 17), von der Seite (Fig. 18) und von unten (Fig. 19) gesehen.

Fig. 20 u. 21. Weiter vorgeschrittenes Furchungsstadium, von oben (Fig. 20) und von der Seite (Fig. 21) gesehen.

Fig. 22. Weit vorgeschrittenes Furchungsstadium, von oben gesehen.

Fig. 23. Weit vorgeschrittenes Furchungsstadium, von der Seite gesehen.

Fig. 24. Blastula in der Seitenansicht.

#### Tafel 26.

Fig. 25. Ein Embryonalstadium mit zackig verlaufender Linie in der Gegend des vegetativen Pols.

Fig. 26. Ein Gastrulastadium mit leicht bogenförmig gekrümmten, beiderseits in 2 Zacken auslaufenden Urmund und mit einer ringförmigen Furche in der Gegend des Äquators.

Fig. 27. Ein Gastrulastadium mit leicht bogenförmig gekrümmtem Urmund und einer darüber gelegenen bogenförmigen kurzen Rinne.

Fig. 28. Gastrulastadium, dessen Urmund die Gestalt eines sehr niedern gleichschenkligen Dreiecks aufweist.

Fig. 29, 30 u. 31. 3 Gastrulastadien mit mehr oder weniger bogenförmig gekrümmtem Urmund.

Fig. 32. Ein Gastrulastadium mit hufeisenförmigem Urmund.

Fig. 33—37. Gastrulastadien mit zum Ringe geschlossenem Urmund und mit rundlichem oder verkehrt birnförmigem Dotterpfropf. Unter der ventralen Urmundlippe ist ein dunkles, aus Macromeren bestehendes Feld sichtbar.

Fig. 38 u. 39. 2 Gastrulastadien mit verkehrt birnförmigem Urmund, mit ventraler Umwachsungsrinne und mit einem darunter gelegenen dunklern Macromerenfeld.

Fig. 40. Große walzenförmige Gastrula mit kleinem verkehrt birnförmigen Dotterpfropf und mit nach unten sich rasch verbreiterndem Macromerenfeld.

Fig. 41. Kleine Gastrula mit rundem Dotterpfropf, der an einer Stelle von der Urmundlippe stark abgehoben ist.

Fig. 42 u. 43. Gastrulae mit kleinem Dotterpfropf und mit ventraler Umwachsungsrinne. In Fig. 42 ist auch das Macromerenfeld sichtbar.

Fig. 44—47. Gastrulae mit spaltförmigem, median verlaufendem Urmund und je 2 bogenförmigen seitlichen Furchen.

Fig. 48. Gastrulastadium mit spaltförmigem, median verlaufendem Urmund und mit Rückenrinne.

#### Tafel 27.

Fig. 49. Ein Embryonalstadium mit Medullarplatte, Rückenrinne und Urmund.

Fig. 50. Embryo zu Beginn des Auftretens der Medullarwülste.

Fig. 51. Ein Embryonalstadium mit noch undeutlich ausgeprägten Medullarwülsten, von hinten gesehen. Hinter dem Urmund ist eine Falte sichtbar.

Fig. 52 u. 53. 2 Embryonalstadien mit deutlich ausgeprägten im Rumpfgebiete genäherten Medullarwülsten.

Fig. 54 u. 55. Embryonalstadium mit deutlich ausgeprägten, im Rumpfgebiete stark genäherten Medullarwülsten, von oben (Fig. 54) und von hinten (Fig. 55) gesehen.

Fig. 56. In diesem Embryonalstadium sind die Medullarwülste auch in den hintern Partien stark genähert.

Fig. 57. Ein Embryonalstadium, dessen Medullarwülste sich im Rumpfgebiete nahezu berühren, von vorn gesehen.

Fig. 58. Embryonalstadium, dessen Medullarwülste im Rumpfgebiete auf eine größere Strecke weit miteinander in Berührung getreten sind.

Fig. 59, 60 u. 61. Annähernd in gleicher Ausbildung befindliche Embryonen, dessen Medullarwülste bis auf die Kopfregion miteinander in Berührung getreten sind, von oben (Fig. 59), von vorn (Fig. 60) und von hinten (Fig. 61) gesehen.

Fig. 62. Ein Embryo, dessen Medullarwülste in ihrer ganzen Ausdehnung miteinander in Berührung getreten sind, von oben gesehen. Urmund erkennlich.

Fig. 63 u. 64. Ein Embryonalstadium, dessen Medullarwülste im vordern Kopfgebiete bereits verschmolzen sind, von vorn (Fig. 63) und von der Seite (Fig. 64) gesehen.

Fig. 65 u. 66. Ein Embryo, dessen Medullarwülste nur im Kopfgebiete verschmolzen sind, von der Dorsal- (Fig. 65) und von der Ventralseite (Fig. 66) gesehen. In Fig. 65 sind die Urmund erkennlich. Das Gehirn des in Fig. 66 abgebildeten Embryos zeigt noch keine Gliederung in 3 Hirnbläschen.

#### Tafel 28.

Fig. 67, 68 u. 69. Ein Embryo mit geschlossenem Medullarrohr, von der Seite (Fig. 67), von unten (Fig. 68) und von oben (Fig. 69) gesehen; Gehirn in 3 Hirnbläschen zergliedert; After sichtbar.



Fig. 70. Ein Embryo mit 3 Hirnbläschen und deutlich ausgeprägten Augenblasen; After deutlich sichtbar.

Fig. 71. Ein Embryo mit 3 Hirnbläschen und mit Augenblasen, von vorn gesehen.

Fig. 72. Seitenansicht eines Embryos mit deutlich ausgeprägten Augenblasen.

Fig. 73. Ein Embryo mit deutlich sichtbarer Gliederung des Gehirns.

Fig. 74, 75 u. 76. Ein Embryo, von der Seite (Fig. 74), von oben (Fig. 75) und von unten (Fig. 76) gesehen. Der Mandibularbogen ist angelegt; dahinter erscheint, durch eine Furche getrennt, ein dreieckiges Feld, aus welchem der Hyoidbogen und die 3 Kiemenbogen hervorgehen. In Fig. 76 ist der After sichtbar. Die Kopfregion ist vom Dotter namhaft abgehoben.

Fig. 77 u. 78. 2 Embryonalstadien, dessen Kopfregion vom Dotter weit abgehoben ist. Augenblasen und Mandibularbogen deutlich sichtbar. In Fig. 78 ist der Kopf stark über den Dotter gekrümmt.

#### Tafel 29.

Fig. 79 u. 80. Ein Embryo mit deutlich ausgeprägtem Mandibular- und Hyoidbogen, von der Seite (Fig. 79) und von unten (Fig. 80) gesehen. Noch starke Neigung der Achse des Körpervorderteiles zur Achse des Rumpfes vorhanden.

Fig. 81. Der 1. Kiemenbogen beginnt erkenntlich zu werden; Anlage des Schwanzes; geringere Neigung der Achse des Körpervorderteiles zur Achse des Rumpfes.

Fig. 82. 1. Kiemenbogen deutlich; über der Augenanlage ist das Trigeminalganglion sichtbar; Anlage des Schwanzes und des Flossensaumes.

Fig. 83 u. 84. Ein Embryo nur wenig älter als das vorhergehende Stadium, von der Seite (Fig. 83) und von oben (Fig. 84) gesehen. Zahlreiche Somiten sind angelegt. Die Nackenkrümmung beginnt erkennbar zu werden.

Fig. 85. Stark in die Länge gewachsener Embryo mit zahlreichen Somiten und mit den 3 Kiemenbogen. Die Anlage der vordern Extremität ist bereits sichtbar. Der Rücken ist noch konvex gekrümmt. Gehör- und Geruchsgrübchen sind angelegt.

Fig. 86. Seitenansicht eines gestreckten Embryos. Die Nackenkrümmung ist ausgeprägt, das Zwischenhirn angelegt; der Rücken ist geradlinig. In der Pericardialgegend besteht eine Vorwölbung; Dotter stark in die Länge gewachsen; Extremitätenanlage.

Fig. 87. Ein Embryo von der Ausbildung des vorhergehenden Stadiums, von vorn gesehen. Er zeigt die Anlage der 3 Kiemenbogen und ein 5strahliges Feld, das zwischen Vorderhirn und den beiden Mandibularbogen liegt und vom Geruchsgrübchen, hauptsächlich aber von der Mundbucht eingenommen wird.

Fig. 88. Embryo von  $6\frac{1}{2}$  mm Länge; das Zwischenhirn ist erkenntlich; die Linse in Entwicklung begriffen und das Linsengrübchen sichtbar. Im dorsalen Abschnitt der 3 Kiemenbogen treten die äußern Kiemen als kleine Knötchen auf. Die Anlage der vordern Extremität ist sehr deutlich. Die Somitenbildung hat teilweise auf den etwas verlängerten Schwanz übergegriffen. Die Rückenseite des Embryos erscheint nunmehr konkav.

Fig. 89, 90 u. 91. Embryo mit knötchenförmigen Kiemen, von der Seite (Fig. 89), von unten (Fig. 90) und von oben (Fig. 91) gesehen. Außer dem Trigeminalganglion ist auch das des Facialis sichtbar.

Fig. 92. Ein etwa 74 mm langer Embryo mit großen Kiemenknötchen.

### Tafel 30.

Fig. 93. Embryo von 7,3 mm Länge mit fadenförmigen äußern Kiemen. Das Geruchsgrübchen erscheint isoliert, die Mundbucht 3zackig. In der Mitte zwischen den äußern Kiemen und dem Geruchsgrübchen liegt die Anlage des RUSCONI'schen Häkchens.

Fig. 94 u. 95. Ein Embryo von 8,2 mm Länge, von unten (Fig. 94) und von der Seite (Fig. 95) gesehen, mit fingerförmigen Kiemen und großem RUSCONI'schen Häkchen. Die beiden Hemisphärenbläschen (Fig. 94) und die Kleinhirnanlage (Fig. 95) sind sichtbar. An der Bauchseite verläuft ein Dottergefäß zum Herzen.

Fig. 96. Ein etwa 8,3 mm langer Embryo mit fadenförmigen Kiemen, welche stellenweise flache Knötchen aufweisen, aus denen die Kiemenfransen auswachsen. An Stelle des RUSCONI'schen Häkchens ist nur ein flaches Knötchen erkenntlich.

Fig. 97 u. 98. Embryo mit querer Mundbucht und mit RUSCONI'schem Häkchen, von der Seite (Fig. 97) und von unten (Fig. 98) gesehen. Die Kiemen sind lang und stellenweise mit Ästchen besetzt. Die Länge des Schwanzes beträgt etwa  $\frac{1}{4}$  der Körperlänge.

Fig. 99. Ein 9 mm langer bereits ausgeschlüpfter Embryo mit verzweigten Kiemen. Die Länge des Schwanzes beträgt etwa  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge.

Fig. 100. Bereits ausgeschlüpfte etwa 9 mm lange Larve mit langen Kiemen und Kiemenfransen. Vor dem Afterwulst ist die Anlage der hintern Extremität als ein heller Fleck erkennbar. Die Länge des Schwanzes beträgt mehr als  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge.

### Tafel 31.

Fig. 101 u. 102. Vorderteil eines Embryos in der Ausbildung des Stadiums Fig. 80, von der Seite (Fig. 101) und von unten (Fig. 102) gesehen.

Fig. 103 u. 104. Vordere Körperhälfte eines Embryos von der Ausbildung wie Stadium Fig. 83, von der Seite (Fig. 103) und von unten (Fig. 104) gesehen. Riechgrübchen usw.

Fig. 105. Vorderteil eines Embryonalstadiums etwa wie Fig. 86, von unten gesehen. Mandibular- und Hyoidbogen, die 3 Kiemenbogen. Die Mundbucht vermittelt einer Furche mit den Riechgrübchen verbunden ein 5strahliges Feld darstellend; die 2 Hemisphärenbläschen.

Fig. 106 u. 107. Vorderteil eines Embryos von der Ausbildung des Stadiums Fig. 88, von unten (Fig. 106) und von der Seite (Fig. 107) gesehen. Äußere Kiemen als Knötchen angelegt.

Fig. 108 u. 109. Vorderteil des Stadiums Fig. 94, von unten (Fig. 108) und oben (Fig. 109) gesehen.

Fig. 110. Vorderteil eines Embryos von der Ausbildung wie Stadium 96, aber mit starkem Kieferfortsatz. Die fadenförmigen Kiemen mit knötchenförmigen Anlagen der Kiemenfransen.

Fig. 111. Seitenansicht des Vorderteiles eines Embryos von der Ausbildung wie das vorhergehende Stadium. Die mittlere Kieme ist knieförmig geknickt. Die Pigmentierung ist infolge der Fixierung in Sublimat-Formol-Eisessig sehr deutlich.

Fig. 112 u. 113. Vorderteil eines Embryos von 8 mm Länge, von der Seite (Fig. 112) und von unten (Fig. 113) gesehen. Die äußeren Kiemen, deren 2. und 3. geknickt erscheinen, tragen bereits kurze Kiemenfransen. Das RUSCONI'sche Häkchen ist noch vorhanden; der Mund verläuft quer.

Fig. 114. Vorderteil eines bereits ausgeschlüpften Embryos von 9 mm Länge, von unten gesehen. Die Kiemen mit starken Kiemenfransen. Der Hyoidbogen und die Opercularfalte sind deutlich erkenntlich. Der Mundspalt verläuft leicht bogenförmig.

Fig. 115 u. 116. Vorderteil einer 11 mm langen, bereits ausgeschlüpften Larve, von oben (Fig. 115) und von unten (Fig. 116) gesehen. Der Hyoidbogen kaum mehr erkenntlich.

### Tafel 32.

Fig. 117 u. 118. Eine ca. 15 mm lange Larve, von der Seite (Fig. 117) und von unten (Fig. 118) gesehen. An der vordern Extremität sind die Anlagen von Zehen bereits sichtbar, die Anlagen der hintern Extremitäten stellen erst zarte Höckerchen vor. Die Organe der Seitenlinie (Anlage der Giftdrüsen) sind noch nicht erkennbar.

Fig. 119 u. 120. Eine etwas über 16 mm lange Larve, von oben (Fig. 119) und unten (Fig. 120) gesehen. Die hintern Extremitäten sind etwas gewachsen; die Organe der Seitenlinie (die Anlagen der Giftdrüsen) sind deutlich.

Fig. 121 u. 122. Eine etwa 19½ mm lange Larve, von oben (Fig. 121) und von unten (Fig. 122) gesehen. Anlagen der Giftdrüsen.

Fig. 123 u. 124. Eine etwa  $23\frac{1}{2}$  mm lange Larve, von oben (Fig. 123) und von unten (Fig. 124) gesehen. An den hintern Extremitäten beginnt die Anlage der Zehen.

Fig. 125 u. 126. Eine etwa 26 mm lange Larve, von oben (Fig. 125) und von unten (Fig. 126) gesehen. Die Anlagen der Giftdrüsen am Rumpfe und Schwanze (dorsale und laterale Seitenlinie) und am Kopfe sind deutlich.

Fig. 127. Seitenansicht einer etwa 26 mm langen Larve.

Fig. 128 u. 129. Eine etwa  $31\frac{1}{2}$  mm lange Larve, von oben (Fig. 128) und von unten (Fig. 129) gesehen.

### Tafel 33.

Fig. 130 u. 131. Eine etwa 36 mm lange Larve, von oben (Fig. 130) und von unten (Fig. 131) gesehen. Der Flossensaum ist stark geschwunden.

Fig. 132 u. 133. Vorderteil einer etwa  $47\frac{1}{2}$  mm langen Larve, von oben (Fig. 132) und von unten (Fig. 133) gesehen. Die Kiemen sind noch vollkommen ausgebildet. (Einige Kiemenfransen sind abgebrochen.)

Fig. 134 u. 135. Eine 44 mm lange nahezu geburtsreife Larve mit in Reduktion begriffenen Kiemen, von oben (Fig. 134) und von unten (Fig. 135) gesehen.

Fig. 136 u. 137. Vorderteil eines nach gänzlichem Kiemenschwund vollkommen ausgebildeten, noch im Uterus gefundenen, 53 mm langen Alpensalamanders, von oben (Fig. 136) und von unten (Fig. 137) gesehen. Die hellen Flecken rühren von Milchsäure her, welchen die Giftdrüsen zu Beginn der Konservierung entleert haben.

Fig. 138. Vollkommen ausgebildeter 53 mm langer Alpensalamander, der noch im Uterus gefunden wurde, in natürlicher Größe.

Fig. 139. Ein 46 mm langer, im Freien geborener Alpensalamander, in natürlicher Größe.

---



*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden.

Von

**Oskar Törne.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Dorpat [Jurjew]).

**Mit Tafel 34–35.**

---

Bei dem Versuche, den Bau und die Wirkungsweise der bekannten Saugnäpfe an den Füßen der männlichen Dytisciden an Hand der mir zugänglichen Literatur kennen zu lernen, stieß ich auf so große Ungenauigkeiten und Widersprüche, daß ich es auf den Rat meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. J. v. KENNEL unternahm, die ganze Frage nach Bau und Funktion der Saugnäpfe an den Fußgliedern der genannten Käfer durch eigne Untersuchungen zu klären. Merkwürdigerweise gibt es keine einzige eingehende Arbeit, die die Anatomie des Dytiscidenfußes zu ihrem Hauptgegenstande hätte. Stets ist die Anatomie nur mehr nebenher berücksichtigt worden, stets spielte die äußere Gestaltung des Fußes, Zahl und Form der Saugnäpfe neben Spekulationen über deren wahrscheinliche Wirkungsweise eine größere Rolle als die Details der Anatomie.

Dies gilt auch für die Untersuchungen SIMMERMACHER's<sup>1)</sup>, der seine Arbeit zwar mit einer recht ausführlichen Beschreibung der

---

1) G. SIMMERMACHER, Untersuchungen über Haftapparate an Tarsengliedern von Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 40, 1884.

„Sexual-Haftapparate“ der Dytisciden einleitet, sich bei dieser Beschreibung aber hauptsächlich auf die Zahl, verschiedene Größe, Form und Verteilung der Saugnäpfe bei den einzelnen Vertretern dieser Gruppe beschränkt, während er sich bei der Beurteilung der Wirkungsweise ganz allein auf die Angaben seiner Vorgänger stützt und von den anatomischen Verhältnissen ein zum Teil unklares, zum Teil, wie ich zeigen will, ganz falsches Bild entwirft.

SIMMERMACHER gibt auf ungefähr 80 Seiten eine Darstellung der verschiedenartigsten Haftapparate an Tarsengliedern der Insecten, und zwar teilt er alle ihm bekannten hierher gehörigen Vorrichtungen ein in zwei Gruppen: solche, die bei der Begattung eine Rolle spielen und nur den Männchen gewisser Coleopteren zukommen, und solche, die bei beiden Geschlechtern gleich entwickelt sind: „Kletterapparate“ im weitesten Sinne. „Sexual-Haftapparate“ kommen nach S. Vertretern folgender Coleopteren-Familien zu: Dytiscidae, Carabidae, Cicindelidae, Silphidae, Meloidae und Hydrophilidae (l. c., p. 482). SIMMERMACHER beginnt mit den Dytisciden: „Da die Dytisciden (Schwimmkäfer) einerseits den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen bildeten, andererseits, wenigstens bei einzelnen Gattungen, der durch die Verschiedenheit der Tarsen bei Männchen und Weibchen bedingte Dimorphismus am deutlichsten in die Augen springt, und auch die Deutung der die verbreiterten Tarsen bedeckenden Chitingebilde nach mikroskopischer Untersuchung am leichtesten fällt, will ich meine Arbeit mit der Beschreibung der Haftapparate bei den Dytisciden beginnen“ (l. c., p. 482). Den sexuellen Haftapparaten der Dytisciden widmet SIMMERMACHER denn auch 22 Seiten, mehr als denjenigen aller andern oben genannten Käfer (l. c., p. 482—504). Da meine Untersuchungen sich auf *Dytiscus* beschränken, will ich den auf andere Insecten bezüglichen Teil der SIMMERMACHER'schen Arbeit einstweilen unberücksichtigt lassen.

SIMMERMACHER gibt an Hand einer ganzen Reihe von Abbildungen (tab. 25 u. 26 z. T.) eine Beschreibung der 3 Beinpaare bei beiden Geschlechtern der Gattung *Dytiscus*, wobei er auf seinen Abbildungen (1 u. 2) keine Rücksicht auf die verhältnismäßige Länge nimmt, da er sowohl beim Männchen als beim Weibchen das Mittelbein und das hintere Bein gleichlang abbildet, ja sogar die Länge der entsprechenden Tarsenglieder bei beiden Beinpaaren dieselbe sein läßt, wenn er auch die größere Länge des Hinterbeines im Text hervorhebt. Die genannten Abbildungen (fig. 1 u. 2, tab. 25) lassen überhaupt kaum erraten, welches Tier gemeint ist, mit Aus-

nahme allenfalls von 1a u. 1a<sub>1</sub>, die das Vorderbein eines Männchens von zwei Seiten gesehen darstellen, weil die „Saugplatte“ auf der Sohle kaum mit irgend etwas anderm verwechselt werden kann. Ausführlich beschreibt er die Saugvorrichtungen an den Tarsen der Männchen. Sie sind auf den 3 ersten stark verbreiterten Gliedern des Vorderfußes zu finden, wie auch auf den etwas weniger verbreiterten 3 ersten Gliedern des zweiten Beinpaars. „Zweck dieser zahlreichen auf den Tarsalgliedern angebrachten Saugnäpfe ist, dem Männchen das Festhalten auf dem Rücken des Weibchens bei der Begattung zu erleichtern“ (l. c., p. 483). Die Wirkungsweise der Saugnäpfe beschreibt SIMMERMACHER (p. 483) wie folgt: „Setzt das erstere seine Füße an den Körper des Weibchens und drückt diese an, so werden die einzelnen (schüsselartigen) größeren und kleinern elastischen Näpfchen flach gedrückt und damit das unter ihnen befindliche Wasser verdrängt. Zieht nun das Männchen den ganzen Fuß wieder etwas zurück, so entsteht unter jedem Saugnapf ein leerer Raum, während das die Chitinwand umgebende Wasser einen bedeutenden Druck ausübt, so daß das Männchen beliebig lange Zeit fest an dem Weibchen haften kann, bis es durch Niederdrücken und Verschieben des ganzen Fußes den Halt wieder löst.“ Das Haften erfolgt nach SIMMERMACHER ohne Zutun eines Drüsen-secrets.

p. 495 u. 496 referiert SIMMERMACHER über PLATEAU's<sup>1)</sup> Versuche, die dazu dienen sollten, die Kraft zu schätzen, mit der sich die männlichen Dytisciden festsaugen und die unter anderm ergaben, daß bei *Dytiscus marginalis* die Saugnäpfe 28,820 g tragen. (Außerdem werden entsprechende Zahlen für eine Reihe anderer Käfer, ebenfalls nach PLATEAU, angeführt.)

Die Saugnäpfe sind alle gestielt, was allerdings bei den beiden größeren, auf der Sohle des ersten Vordertarsengliedes befindlichen, nicht so in die Augen springt, da „das Stielchen erstens eine verhältnismäßig sehr geringe Größe hat und außerdem in einer Vertiefung des ersten Tarsalgliedes eingesenkt ist“ (p. 484). Am „eigentlichen Saugnapf“ lassen sich „radiär ausstrahlende starke Chitinleisten und eine zwischen diesen gewissermaßen ausgespannte dünnere, chitinöse, farblose Membran“ unterscheiden (p. 484). Der Rand der

---

1) FÉLIX PLATEAU, Un mot sur le mode d'adhérence des mâles de Dyticides aux femelles, pendant l'acte d'accouplement, in: Ann. Soc. entomol. Belgique, Vol. 15, 1871—1872.

großen Saugnäpfe ist zum Unterschied von den kleinen mit Fransen versehen. Diesen kommt nach SIMMERMACHER (p. 485) keine große Bedeutung zu, zumal sie bei *Euneetes*, *Hydaticus* und *Acilius* fehlen. Die Saugnäpfe „sind stets auf dem ersten wie zweiten Fußpaar in sogenannter Quincunx-Stellung angeordnet (fig. 7a, 7b)“ (p. 486). Die Stielchen „sind bei *Dytiscus* in ihrer ganzen Hauptlänge cylindrisch, oben etwas keulenartig verdickt. Am entgegengesetzten Ende, welches am ganzen Fuß nicht sichtbar ist, weil es in dessen unterer Fläche eingelenkt ist, schließt es mit einer gelenkknopfartigen Verdickung ab. Das Stielchen ist nicht massiv, sondern in seiner ganzen Länge von einem an beiden Polen geschlossenen Kanal durchzogen.“ Die Basis der Stielchen ist von „einem ziemlich starken, wenn ich so sagen darf, Ringwall umgeben“. Dieser soll dem Stielchen einen gewissen Halt geben (p. 486). Es folgt eine Beschreibung der Einlenkung der Stielchen, deren Wiedergabe ich mir hier ersparen kann, da ich später darauf zurückkommen muß. Ich zitiere hier nur noch einen Absatz wörtlich, der sich auf den Mechanismus des Fußes und der Saugnäpfe bezieht: „Die Bewegung der Tarsen selbst wird vermittelt durch einen kräftigen Muskel, welcher den ganzen Fuß parallel seiner Längsachse durchzieht, am Chitinpanzer eines jeden Tarsalgliedes festsetzt und aus einzelnen Muskelfibrillen besteht, zwischen welchen sich ein Tracheenausläufer hinzieht. Dieser Muskel setzt sich an die Stielchen der Saugnäpfe an, um denselben eine willkürliche Bewegung zu ermöglichen. Fig. 8 zeigt einen Querschnitt durch ein Tarsalglied vom *Dytiscus*. Die kreisrunden, elliptischen, oder unregelmäßigen Figuren mit ihrer von einem Mittelpunkt oder einer Mittellinie ausgehenden radiären Streifung, sind die Querschnitte durch die Muskelfibrillen, die sich öfter zu den „Primitivbündeln“ LEYDIG's vereinigen. — Sie erfüllen den ganzen Hohlraum innerhalb des Chitinpanzers.“ Was es mit dieser Muskulatur für eine Bewandnis hat, werde ich weiter unten zeigen.

SIMMERMACHER'S Beschreibung der anatomischen Verhältnisse stützt sich nicht auf Schnittserien; er hat sich offenbar mit einem einzigen gelungenen wirklichen Schnitt durch den Tarsus des männlichen *Dytiscus* begnügt, wobei ihm natürlich alles das unklar bleiben mußte, was nur lückenlose Serien lehren können.

SIMMERMACHER bringt weiterhin ausführliche Angaben über Zahl und Anordnung der Saugnäpfe bei den einzelnen Vertretern der Dytisciden. Er findet (p. 495) Haftapparate an den Tarsen der



Männchen bei 12 Gattungen mit 98 Arten. Sie fehlen nur 3 Gattungen mit 14 Arten: *Haliphus* (12 Arten), *Pelobius* (1 Art: *hermanni*) und *Cnemidotus* (1 Art: *caesus*).

Die Abbildungen, die SIMMERMACHER bringt, sind mit wenigen Ausnahmen ungenügend, ja oft sogar in die Irre führend.

SIMMERMACHER ist es, wie mir scheint, als Verdienst anzurechnen, daß er in seiner Arbeit eine ziemlich scharfe Grenze zwischen den „Saugnäpfen“ in eigentlichem Sinne und den übrigen „Kletterapparaten“ zieht. Hierdurch vermeidet er eine gewisse Einseitigkeit, wie sie bei einigen andern Autoren, z. B. bei DEWITZ<sup>1)</sup>, auffällt. Dieser ist der Meinung, „daß von Saugvorrichtungen keine Rede sein kann“, und bezieht dies auf „die Insecten“ überhaupt. In einer „Nachschrift“ (l. c., p. 404 u. 405) weist er SIMMERMACHER'S Anschauungen scharf zurück, wirft ihm „schreckliche Unklarheit“ vor und bleibt bei seiner schon früher geäußerten Überzeugung, nach der es stets klebrige Secrete sein müssen, die das Haften an glatten Flächen bewirken. Da seine Polemik zu allgemein gehalten ist und z. B. die betreffenden Vorrichtungen bei *Dytiscus* gar nicht erwähnt, so brauche ich auch auf die Antwort SIMMERMACHER'S<sup>2)</sup> nicht weiter einzugehen, da auch hier von *Dytiscus* keine Rede ist.

Leider spricht auch GRABER in seinem Referat<sup>3)</sup> in einem Atemzuge von dem „Haften eines Fliegen- oder eines Dytiscusfußes“, anstatt gleich von vornherein die notwendige Trennung der beiden Fragen, ob Luftdruck oder klebriges Drüsensecret, vorzunehmen. GRABER hält die Frage nach der Wirkungsweise der Saugnäpfe des *Dytiscus*-Männchens für nicht genügend geklärt, konstatiert, daß das, was SIMMERMACHER für Muskeln hielt, Drüsen seien (p. 567, 568 u. 569), und schlägt vor, die Untersuchungen noch einmal aufzunehmen, um zu entscheiden, ob bei *Dytiscus* von „Saugwirkung“ die Rede sein könne und wie diese zustande komme. Von den Drüsen im Fuße der Dytisciden sagt GRABER, daß es „... Drüsenzellen mit einem chitinisierten und auf das allerdeutlichste als hohl zu erkennen den schmalen Ausführungsgang sind“ (p. 568); p. 569: „An dieser

---

1) H. DEWITZ, Über die Fortbewegung der Thiere an senkrechten glatten Flächen vermittlems eines Sekretes, in: Zool. Anz., Jg. 7, 1884, p. 400—405.

2) G. SIMMERMACHER, Antwort an Herrn Dr. H. DEWITZ in Berlin, in: Zool. Anz., Jg. 7, 1884, p. 513—517.

3) V. GRABER, Über die Mechanik des Insektenkörpers, in: Biol. Ctrbl., Vol. 4, 1884—1885, p. 560.

Stelle möchte Ref. einschalten, daß, wie schon die eben erwähnte Anwesenheit zahlreicher Drüsen im männlichen Dyticidenfuß schließen läßt, wohl auch das Haften der betreffenden durch Luftdruck wirk-samen Saugnäpfe durch ein vom Fuß abgesondertes Sekret unter-stützt werden dürfte, . . .“; weiterhin: „Die Ausmündung der tar-salen Dyticidendrüsen geschieht aber wahrscheinlich nicht durch den Stiel des Saugnapfes, . . ., sondern durch die SIMMERMACHER ent-gangenen kleinen runden Poren, welche in Form eines zierlichen Kranzes die Basis der chitinösen Stieltasche umgeben.“

DAHL<sup>1)</sup>, dessen Arbeit auch GRABER (l. c.) vorlag, erwähnt die Saugnäpfe bei *Dytiscus* nur kurz; er hält sie für „deutliche Saug-näpfe (*Dytiscus*)“. Vor SIMMERMACHER sind die Saugnäpfe der Dytisciden, außer von den bei ihm zitierten Autoren, noch von G. HALLER<sup>2)</sup> behandelt worden, der eine sehr kurze, aber richtige Beschreibung der verbreiterten Tarsen mit ihren Saugnapfen gibt, ohne auf den innern Bau einzugehen. SIMMERMACHER erwähnt diese Arbeit nicht.

Da mir neuere Spezialuntersuchungen über die Saugnäpfe bei *Dytiscus* nicht bekannt sind, so habe ich mir zur Aufgabe gestellt, den Bau der *Dytiscus*-Tarsen so eingehend wie möglich zu studieren, um dann auf Grund einer sichern Kenntnis der Anatomie, mit Hilfe zweckmäßiger Experimente, die Wirkungsweise der genannten Ge-bilde kennen zu lernen. Mir schien eine vorläufige Beschränkung auf eine Art oder höchstens eine Gattung geboten, da man doch mit einer vergleichenden Bearbeitung nur dort beginnen kann, wo man durch detaillierte Untersuchung der einzelnen Vergleichsobjekte bereits festen Boden gewonnen hat. — Den Untersuchungen SIMMER-MACHER's kommt vom vergleichend-morphologischen Standpunkt ent-schieden ein großer Wert zu, aber seine vergleichenden Studien hätten eine noch viel größere Bedeutung gehabt, wenn seine Be-kanntschaft mit den einzelnen Vergleichsobjekten eine genauere gewesen wäre. Der Grund, warum SIMMERMACHER, wie auch die

1) FR. DAHL. Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktionen der Insekten, in: Arch. Naturg., Jg. 50 (1884).

—, Über den Bau und die Funktionen des Insektenbeines (Vorläufige Mitteilung), in: Zool. Anz., Jg. 7, 1884, p. 38.

2) G. HALLER, Kleinere Bruchstücke zur vergleichenden Anatomie der Arthropoden (1, 2, 3). 2. Die Chitinorgane an der Saugplatte der Vorderfüsse bei den Dyticusmännchen, in: Arch. Naturg., Jg. 44, Bd. 1 (1878).

andern genannten Forscher, wie DEWITZ, DAHL, es nicht unternahmen, die Anatomie des Dytiscidenfußes genauer zu untersuchen, lag wohl zum Teil darin, daß bei diesem Objekt wegen der großen Härte des Chitins die technischen Schwierigkeiten recht bedeutende sind. Und doch können die Details des innern Baues nur an guten Schnitten erkannt werden, deren Anfertigung hier mehr Zeit und Geduld verlangt, als das bei der Behandlung anderer Objekte der Fall zu sein pflegt; nichtsdestoweniger gelingt es bei einiger Übung bald, brauchbare Schnittserien zu erhalten, so daß ich SCHWABE <sup>1)</sup> jetzt durchaus beistimme, wenn er p. 4 sagt: „Larven und frisch gehäutete Tiere bieten dem Messer überhaupt keine Schwierigkeiten; gegenteilige Erfahrungen können nach meiner Ansicht nur in der mangelhaften Technik des Bearbeiters ihren Grund haben.“ Damit ist allerdings auch gesagt, daß der dicke und oft sehr harte Chitinpanzer der Imagines schwieriger zu behandeln ist; aber auch er bildet kein unüberwindliches Hindernis für die Mikrotomtechnik.

Als Material für meine Untersuchungen benutzte ich *Dytiscus latissimus* L. und *Dytiscus marginalis* L. Zum Teil waren die Tiere lebend in absoluten Alkohol gebracht worden, zum Teil fixierte ich abgeschnittene Gliedmaßen in Alkohol oder in Formol-Alkohol. Beide Methoden gaben brauchbare Resultate. Besser ist es jedenfalls, nicht ganze Tiere, sondern nur einzelne Teile zu fixieren. Meist begnügte ich mich mit Stückfärbung und klebte die Schnitte mit Kollodium-Nelkenöl auf, aber vielfach wandte ich auch Schnittfärbung an. Als dringend notwendig erwies es sich, womöglich alle Präparate unaufgehellte zuerst in Alkohol oder in Wasser zu betrachten, da im Balsam viele Einzelheiten, die am unaufgehellten Präparat mit größter Deutlichkeit zu sehen sind, völlig verschwinden. Neben Paraffinschnitten benutzte ich auch Zupfpräparate, frisch oder von fixiertem Material. Um die Skeletteile isoliert zu untersuchen, kochte ich in Kalilauge oder ließ kalte Kalilauge unter dem Deckgläschen einwirken. Vielfach färbte ich auch unter dem Deckgläschen; es ist zeitraubend, aber gibt oft gute Resultate. Die in Paraffin eingebetteten Objekte wurden stets mit schräg gestelltem Messer geschnitten. Dies bedeutet allerdings keine Zeitersparnis, ist aber bei der großen Härte der Objekte unvermeidlich. Bedingung beim Schneiden ist: das Messer so langsam und gleichmäßig wie irgend erreichbar zu be-

1) J. SCHWABE, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren, in: Zoologica, Heft 50, 1906.



wegen und das Rollen der Schnitte auf jede Weise zu verhindern. Es gelang mir auf diese Weise, lückenlose Serien von 10  $\mu$  dicken Längs- und Querschnitten durch Tarsenglieder männlicher und weiblicher Dytisciden anzufertigen, die mir erlaubten, die meisten Zweifel über den Bau des Dytiscidenfußes zu beseitigen. Die Wirkungsweise der interessanten Saugnäpfe erhellt aus ihrem Bau und aus den weiter unten zu beschreibenden unkomplizierten Versuchen.

Diejenigen anatomischen Einzelheiten, über die ich trotz immer wieder vorgenommener Durchmusterung meiner Präparate im Unklaren geblieben bin, werden wohl nur nach einer eingehenden Untersuchung der Entwicklung des Dytiscidenfußes im Puppenstadium verständlich werden. Leider konnte ich diese Seite der Frage nicht mehr berücksichtigen, hoffe aber bald darauf zurückzukommen. Eine Andeutung, wie man sich die Entwicklung der größern Saugnäpfe vorzustellen habe, fand ich bereits, wie ich weiter unten zeigen will, beim Vergleich der entsprechenden Einzelheiten bei frisch ausgeschlüpften Käfern und ältern Tieren.

Über das Äußere des Fußes, soweit es dem unbewaffneten Auge erkennbar ist, kann ich mich kurz fassen, da es in den Hauptzügen bekannt ist. Es handelt sich um eine starke Verbreiterung der ersten 3 Glieder des Vorder- und Mittelfußes, durch die sich die Männchen auf den ersten Blick von den Weibchen unterscheiden. Während das 4. und 5. Glied bei Männchen und Weibchen nicht wesentlich verschieden sind, sind die ersten 3 Glieder des Vorderfußes der Männchen 5–6mal, die des Mittelfußes ca. 2 $\frac{1}{2}$ mal so breit wie die entsprechenden Fußglieder der Weibchen. Der in seinen ersten 3 Fußgliedern verbreiterte Tarsus der Vorderbeine ist bedeutend kürzer als derjenige des zweiten Beinpaares (Fig. 1 u. 2, die bei gleicher Vergrößerung gezeichnet sind). Die nicht verbreiterten Fußglieder sind fast drehrund, die verbreiterten dagegen haben eine flache Sohle und eine gewölbte Oberseite, wie Fig. 4 zeigt, die das erste Tarsale eines männlichen *Dytiscus marginalis* von vorn, nach Entfernung der distalen Fußglieder, zeigt (ohne die Saugnäpfe). Sowohl am Vorderfuß als auch am Mittelfuß sind die 3 ersten Glieder auf der Oberseite durch deutliche, recht tiefe Furchen voneinander getrennt, die flachen Sohlen dagegen stoßen hart aneinander, so daß bei oberflächlicher Betrachtung von unten keine deutliche Grenze zwischen den 3 Gliedern zu erkennen ist. Die so von den flachen Unterseiten der 3 breiten Fußglieder gebildete Sohle ist an ihrem Rande mit einer Reihe spitzer, kräftiger, etwas nach unten gebogener



Cuticularborsten besetzt, den „Randborsten“ (SIMMERMACHER). Die Randborsten der verbreiterten Glieder entsprechen den auf der Unterseite der 4. und 5. Glieder in 2 Reihen angeordneten kürzern Dornen (Fig. 3 *Ib*<sub>1</sub>). Auf der Oberseite aller Fußglieder finden sich ebenfalls Cuticularborsten, wie Fig. 1 u. 2 zeigen, und zwar je eine Reihe langer, nach außen gerichteter Haare, am längsten an den Tarsen der Hinterbeine, am kürzesten an den Vordertarsen. Speziell die Cuticularhaare der Hinterfüße dienen als „Schwimmhaaren“. Sie entsprechen keineswegs, wie SIMMERMACHER (p. 516) meint, „verlängerten Randborsten“; will man die Borsten der drei Fußpaare homologisieren, so entsprechen die Schwimmhaare der Hinterfüße den auf der Oberseite der Mittel- und Vorderfüße befindlichen Borsten; den „Randborsten“ entsprechen kurze Borsten oder Dornen, wie wir sie gegenüber den langen Schwimmborsten auch auf der Unterseite der Hinterfüße finden.

Die Sohle der verbreiterten Fußglieder ist mit gestielten Chitinbechern bedeckt — den Saugnäpfen. Das 1. Fußglied trägt neben einigen Dutzend kleiner Saugnäpfe bei *Dytiscus latissimus* wie auch bei *Dytiscus marginalis* 2 größere Saugnäpfe, lateralwärts einen ganz großen, medianwärts einen ungefähr halb so großen (Fig. 3a u. b). Auf der Sohle der zweiten und dritten Fußglieder finden sich nur kleine Saugnäpfe in großer Anzahl. Bei *Dytiscus marginalis* zählte ich auf der Sohle des Vorderfußes 150—175 kleine und 2 große Saugnäpfe. Ihre Zahl ist durchaus nicht konstant, sondern variierte bei den einzelnen von mir untersuchten Individuen in den eben angegebenen Grenzen (170 bei SIMMERMACHER, l. c., p. 493). Die Saugnäpfe des zweiten Beinpaars sind kleiner und noch bedeutend zahlreicher (nach SIMMERMACHER 1500 auf jeden Fuß bei *D. marg.*, 2250 bei *D. latiss.*).

Die Saugnäpfe sind alle gestielt. Alle Stiele sind von gleicher Länge. Auch die Stiele der großen Saugnäpfe sind keineswegs von geringerer „Größe“, wie SIMMERMACHER meint, sondern nur verhältnismäßig viel dicker als die Stiele der kleinen Saugnäpfe. Die Saugflächen der großen Saugnäpfe stehen parallel der Sohle, diejenigen der kleinen sind dagegen in der Ruhe geneigt und bilden einen Winkel von 40—50° mit dem Stielchen (Fig. 9). Wird der Fuß einer Unterlage fest angedrückt, so stellen sich auch die kleinen Saugnäpfchen in einem rechten Winkel zum Stiel; dank der Elastizität des Chitins kehren sie, von der Unterlage abgehoben, wieder in die geneigte Lage zurück. Es ist also ein Gelenk zwischen dem

Stiel und dem Saugnapf vorhanden, ein „Hals“, wie ihn Fig. 9 (g) zeigt. Die Saugnäpfe sind bei beiden von mir untersuchten *Dystiscus*-Arten kreisrund. Es gibt allerdings auch einige Arten, bei denen sie oval bis sehr langgestreckt sind. Die großen Saugnäpfe sind, wie SIMMERMACHER richtig beschreibt, an ihrem Rande mit Fransen versehen, den kleinen fehlen diese.

Dies ist das Wesentlichste von dem, was man an dem Objekt mit unbewaffnetem Auge oder bei schwacher Vergrößerung sehen kann. Die weiteren Einzelheiten können nur an Schnitten erkannt werden.

Wie man aus Fig. 7, 8 u. 9 sieht, ist die Cuticula der verbreiterten Tarsenglieder überall von ungefähr derselben Dicke, mit Ausnahme der Einlenkungsstellen der Saugnapfstiele und Cuticularborsten. Man kann eine äußere, stärker pigmentierte Lage von mehreren darunterliegenden hellen unterscheiden. Überall ist eine deutliche Schichtung vorhanden, die besonders an solchen Objekten auffällt, die mit KOH behandelt werden (Fig. 10). In der Umgebung der Stielgelenke ziehen durch die Cuticula feine Porenkanäle, die dort, wo sie weniger zahlreich sind, leicht übersehen werden können. Besonders zahlreich sind diese Porenkanäle rund um die Basis der großen Saugnäpfe (Fig. 7, 8, 9, 10 *pk*). Aber auch in der Nähe der Einlenkungsstellen der kleinen Saugnapfstiele konnte ich sie stets sehen. Auf der Oberseite sind die Kanälchen viel weniger zahlreich, fehlen aber, wie ich mich überzeugt habe, auch hier nicht ganz. GRABER (l. c.) erwähnt sie und deutet sie ganz richtig als Drüsenausführungsgänge. SIMMERMACHER hat sie übersehen, was bei ihrer großen Feinheit nicht weiter zu verwundern ist. Betrachtet man einen Schnitt wie den auf Fig. 8 oder 9 abgebildeten bei schwacher Vergrößerung, so fällt einem eine feine, senkrecht zur Oberfläche gerichtete Strichelung auf (Fig. 8 *pk*), deren Bedeutung an Balsampräparaten auch bei starken Vergrößerungen nicht sofort zu erkennen ist. Daß es wirklich Kanäle sind, die die Cuticula ohne Unterbrechung durchsetzen, erkennt man an Balsampräparaten, in denen ganze Partien parallel nebeneinander ziehender Kanäle ihrer ganzen Länge nach getroffen sind, besser aber noch an ebensolchen, aber unaufgehellten Schnitten, in Wasser oder in Alkohol. An solchen Präparaten kann man sehen, wie sich die innerhalb der Cuticula überall ganz gleich weiten Kanälchen an ihren Mündungen, sowohl nach innen als nach außen, etwas trichterförmig erweitern (Fig. 14 u. 15). Wie ich weiter unten zeigen will, sind ebensolche

Porenkanälchen überall im ganzen Panzer des Käfers in großer Anzahl vorhanden. So zahlreich, wie rund um die Basis der großen Saugnäpfe, sind sie an keiner andern Stelle. Sie sind hier in solcher Menge dicht nebeneinander vorhanden, daß sie jedem Versuch spotten, ihre Zahl auch nur annähernd zu bestimmen. Dort, wo die Poren durch den Schnitt quer getroffen sind, sieht man, daß sie im Querschnitt kreisrund sind.

Die Anhangsgebilde der Sohle, die zwei großen und die vielen kleinen Saugnäpfe, sind untereinander, trotz mancher Ähnlichkeit, so verschieden, daß ich sie getrennt beschreiben will. Auf Fig. 7 ist ein Längsschnitt durch ein Tarsenglied von *Dytiscus latissimus* abgebildet, Fig. 8 zeigt einen Querschnitt durch ein Tarsenglied von *Dytiscus marginalis*. In beiden Fällen ist der Schnitt genau durch die Achse des Stieles des großen Saugnapfes gegangen. Trotzdem es sich um Vertreter zweier verschiedener Arten handelt und Fig. 7 einen Längs-, Fig. 8 einen Querschnitt darstellt, ist die Ähnlichkeit sehr groß, wenn man die Saugnäpfe allein betrachtet. Die geringen Unterschiede haben ihren Grund hauptsächlich im verschiedenen Alter der Tiere: das betreffende *latissimus*-Exemplar war im Winter gefangen und erst im Mai lebend in Alkohol gebracht worden, den Gelbrand fing ich Anfang August und tötete ihn sofort. Sein Chitinpanzer war noch recht weich und biegsam, die Chitinbildung mit andern Worten noch nicht zu ihrem Abschluß gekommen; die Epidermiszellen sind viel höher, lebenskräftiger als bei dem *Dytiscus latissimus*, dessen Epidermiszellen flach und unansehnlich geworden waren und bei dem wir ein auf Rechnung des höhern Alters zu setzendes Plus an Chitin finden, besonders nach innen von der mit *p* bezeichneten Schicht, wo sich ein Wulst farblosen, feinkörnigen Chitins findet (Fig. 7 *x*), den man an der entsprechenden Stelle bei *Dytiscus marginalis* vermißt.

Die großen Saugnäpfe entspringen auf der Unterseite des ersten verbreiterten Fußgledes auf dem Grunde einer seichten Grube, zu der sich die Cuticula innerhalb jenes oben beschriebenen Kranzes von Porenkanälen einsenkt. Diesen kreisrunden Kranz von unzähligen Porenkanälen kann man als Grenze zwischen der übrigen Cuticula der Sohle und dem Stiele des Saugnapfes betrachten (Fig. 8 *pk*). An dieser Stelle nimmt die Cuticula eine andere Beschaffenheit an als außerhalb des Kranzes. Während nämlich in der übrigen Cuticula der Fußsohle die äußern Schichten dunkler pigmentiert sind als die innern, kehrt sich das Verhältnis hier um: dunkelbraun er-



scheint eine ziemlich gleichmäßig dicke Schicht senkrecht zur Oberfläche gestreiften Chitins, die sich glockenförmig ins Innere des Tarsus einsenkt, heller dagegen, fast farblos und gleichzeitig weich und biegsam die nach außen umbiegende Schicht, aus der die Hauptmasse des Stieles und die mit einem Regenschirm ohne Stiel vergleichbare Saugfläche aufgebaut ist. Die dunkle, senkrecht zur Oberfläche gestreifte Schicht (*p*, Fig. 7 u. 8) hat die Gestalt einer Glocke, deren Spitze ins Innere des Fußgliedes hineinragt, deren Rand sich (bei *pk*, Fig. 8 u. 9) auf die Cuticula der Sohle stützt. Vom Grunde der Glocke entspringt, dem Klöppel vergleichbar, ein Bündel brauner elastischer Chitinstäbe, die z. T. parallel nebeneinander verlaufen, z. T. miteinander verflochten und durch Anastomosen verbunden sind. Dieses Bündel (*A*, Fig. 7 u. 8) ist ungefähr doppelt so lang, wie die Glocke *p* hoch ist, und vollständig eingebettet in ein weiches, farbloses Chitin (Fig. 8 *w*), das die Glocke innen ausfüllt und dem der Stiel des Saugnapfes seinen bedeutenden Umfang verdankt. Ich will das Bündel dunkler Chitinstäbe Achsenbündel nennen; es ist so lang wie der ganze Stiel. Zwischen diesem und dem von ihm getragenen eigentlichen Saugnapf ist keine scharfe Grenze vorhanden. Jenes weiche, das Achsenbündel einhüllende Chitin (Fig. 8 *w*) ist nur in einer sehr dünnen Oberflächenschicht verhärtet und breitet sich ganz allmählich zu der schirmförmigen Saugfläche aus, während die Stäbe des Achsenbündels am Ende des letztern radiär auseinanderweichen und wie die Rippen des Schirmes diesen bis zu seinem Rande durchziehen. Die Saugfläche — der eigentliche Saugnapf — besitzt eine bis zum Rande ziemlich dicke Wand, in welcher zur Verstärkung des ganzen Gebildes die strahlig angeordneten dunklen Chitinrippen eingelagert sind. Diese — ich will sie Verstärkungsrippen nennen — nähern sich peripher der äußern Oberfläche des schirmförmigen Saugnapfes (Fig. 7 u. 8 *Vr*). Sehr bald nach ihrem Austritt aus dem Achsenbündel verästeln sie sich baumförmig. Die einzelnen Äste behalten aber bis nahe zum Rande immer dieselbe Dicke (Fig. 11 *Fr*). Nur die letzten Endverästelungen sind bedeutend feiner und ragen als jener auch von SIMMERMACHER beschriebene Fransenbesatz über den Rand des Saugnapfes hinaus (Fig. 11 *Fr*). Die Verstärkungsrippen geben dem Saugnapf seine flache schüsselförmige Gestalt und streben dank ihrer Elastizität danach, diese Form unter allen Umständen zu erhalten. Eine richtige Vorstellung von dieser Form gibt Fig. 8.

Die großen Saugnapfe mitsamt dem Stiel sind beim ausge-



wachsenen Käfer durch und durch chitinöse Gebilde, ohne irgendwelche lebenden zelligen Bestandteile in ihrem Innern. Sie enthalten auch gar keine Hohlräume. SIMMERMACHER spricht von einem Kanal, der das Stielchen in seiner ganzen Länge durchzieht und an beiden Polen geschlossen ist. Soviel ich aus dem Zusammenhang erkennen kann, bezieht er dies auf die kleinen und großen Saugnäpfe, was entschieden falsch ist, denn im Innern der großen Saugnäpfe konnte ich keinen Hohlraum finden. SIMMERMACHER's Beschreibung gilt nur für die kleinen Saugnäpfe; seine hierauf bezüglichen Abbildungen (l. c., tab. 26, fig. 9a, 9b, 9c, 9d) stimmen nicht einmal mit seiner eignen Beschreibung überein und haben mit meinen Abbildungen nicht die geringste Ähnlichkeit.

Der gegen das Innere des Tarsengliedes einspringende glockenförmige Chitinmantel ( $\eta$ , Fig. 7 u. 8), von dessen Grunde das den Stiel durchziehende Achsenbündel entspringt, ist, wie gesagt, dunkler pigmentiert und erscheint bei schwacher Vergrößerung senkrecht zur Oberfläche gestreift. Bei starker Vergrößerung erweist es sich, daß diese Streifung von einer ganz eigenartigen Struktur dieser Schicht herrührt. Sie ist nämlich aus dunkelwandigen Röhren zusammengesetzt, die an dem der Achse des Stieles zugewandten Ende geschlossen, nach innen (bei eben ausgeschlüpften Tieren) offen sind. Diese Röhren sind innen von farblosem Chitin ausgefüllt. Aus solchen Stäbchen oder Palissaden ist die ganze Seitenwand der Glocke aufgebaut. Ich möchte letztere im Folgenden kurz „Palissadenschicht“ nennen. Die Spitze der Glocke, die Stelle also, wo das Achsenbündel des Stieles entspringt, besitzt keine solche Struktur. Hier ist vielmehr ein solider Chitinfropf vorhanden, der der Palissadenschicht wie der Schlußstein eines Gewölbes aufsitzt. Während innerhalb der Palissadenschicht infolge der Zusammensetzung aus zahlreichen innerhalb einer weichern Cuticularmasse gelegenen festern Stäben eine gewisse Beweglichkeit der einzelnen Palissaden gegeneinander möglich ist, findet das Achsenbündel einen festen, sichern Stützpunkt in diesem strukturlosen Chitinfropf. Dieser erscheint meist an seiner Spitze oder nahe derselben etwas eingedrückt. Da diese, bei jungen Tieren recht tiefe Einsenkung nicht genau an der Spitze liegt, so ist sie auf Fig. 7 u. 8 nicht zu sehen, da hier der Schnitt genau durch die Mitte des Saugnapfstieles gegangen ist.

Anscheinend entspricht jeder Palissade eine Epidermiszelle, die, nachdem sie in einer noch zu untersuchenden Weise an der Bildung des Saugnapfes beteiligt war, zuletzt auf ihrem der Achse des

Stieles zugewandten Ende eine Kappe aus dunkler gefärbtem, festem Chitin bildet. Indem die Zelle sich immer mehr nach ihnen zurückzieht, vergrößert sie diese Kappe und füllt gleichzeitig das Innere der so entstehenden Palissade mit farblosem Chitin aus. Diesem Stadium entspricht die Fig. 8. Es folgt hier auf die „Palissadenschicht“ nach innen ein aus sehr hohen Zellen bestehendes Epithel. Die chitinogenen Zellen sind damit aber noch nicht am Ende ihrer Tätigkeit angelangt, sondern bilden nun noch jene unregelmäßigen, farblosen Chitinmassen, wie sie auf Fig. 7 u. 10 (x) nach innen von der „Palissadenschicht“ abgebildet sind. Das Chitin ist hier feinkörnig und so farblos, daß man es auf den ersten Blick gar nicht als Chitin erkennt. Daß es wirklich solches ist, erhellt jedoch aus Schnitten durch Tarsenglieder, die in Kalilauge gekocht wurden. In seinem Innern liegen zerstreut stärker pigmentierte feine Körnchen; außerdem findet sich eine äußerst zarte Streifung; es macht den Eindruck, als wenn zwischen der Palissadenschicht und den Zellen eine Verbindung vermittelt feinsten parallel verlaufender Fasern vorhanden wäre. Überall dort, wo die innern Enden zweier benachbarter Palissaden aneinanderstoßen, entspringt eine solche Faser und zieht in gerader Richtung bis ans Epithel. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind es die Grenzen zwischen den einzelnen Zellterritorien, wie sie innerhalb der Cuticula auch sonst angetroffen werden. Die Epithelzellen werden beim ältern Tier immer unansehnlicher, bis sie zuletzt in mehr oder weniger unregelmäßigen Massen den nach innen einspringenden Teil des Stieles umgeben (Fig. 7). Die Spitze des Kegels entsteht offenbar später als die eigentliche „Palissadenschicht“. Hier findet sich bei eben ausgeschlüpfen Tieren jene oben beschriebene Grube, die mit Epithelzellenmassen angefüllt ist. Es sind wohl Zellen, die an der Bildung des Achsenbündels beteiligt waren. Auch diese Zellen ziehen sich allmählich zurück, sondern aber nur noch unregelmäßige Massen dunklen Chitins ab, die als stumpfe, oben bis zuletzt etwas eingedrückte Kappe die Glocke vervollständigen helfen. Die betreffenden Vorgänge mögen sich in Wirklichkeit nicht ganz genau so abspielen, wie ich es hier annehme; ich weiß mir aber die tatsächlich vorhandenen Einzelheiten im Bau dieses Teiles des Saugnapfes wie auch die Verschiedenheiten zwischen diesen Einzelheiten bei alten Tieren und eben ausgeschlüpfen nur so zu erklären.

Der Bau der kleinen Saugnapfe ist von dem der großen recht verschieden. Die Saugfläche besitzt allerdings fast dieselbe Gestalt.

Auch hier ein elastisches Näpfchen mit zahllosen, äußerst feinen Verstärkungsrippen, die dem Saugnapfe eine radiäre Streifung verleihen; ein Fransenbesatz fehlt aber. Ganz anders ist dagegen der Stiel gestaltet: dieser ist in einer Grube in der Sohle des Fußes eingelenkt, um die herum die Cuticula sich als ein mäßig hoher Wall aufwulstet, am höchsten auf der vom Fußende abgewandten Seite (Fig. 6 u. 9 *w*). Die Grube ist recht tief und eng, so daß die Beweglichkeit des Stieles stark eingeschränkt ist. Die Cuticula der Sohle ist hier bis auf die Gelenkhaut, durch die die Basis des Stieles innerhalb der Grube befestigt ist, von einem weitem Kanal durchbohrt, in den die Basis des Stieles als ein stumpfer Kegel hineinragt. Außer der Enge der Gelenkgrube und des vorspringenden Walles (Fig. 6 u. 9) wird das Stielchen in seiner Beweglichkeit noch durch eine konstant vorkommende Bildung gehemmt, die besonders deutlich auf Fig. 9 bei *sp* zu sehen ist. Nahe ihrer Mündung, auf der der Fußspitze näher liegenden Seite, besitzt die Wand der Grube einen Vorsprung und unter diesem ein Grübchen, das Stielchen des Saugnapfes aber diesem Vorsprung gegenüber eine Vertiefung, in die der Vorsprung genau hineinpaßt, und unter der Vertiefung ein Zähnchen, das seinerseits das gegenüberliegende Grübchen in der Wand der Gelenkgrube ausfüllt. Stielchen und Fußsohle sind hier also gewissermaßen verzahnt, wodurch bewirkt wird, daß der Saugnapfstiel nicht in der auf Fig. 9 mit einem Pfeil bezeichneten Richtung (distalwärts) umgelegt werden kann.

Der drehrunde, schlanke Stiel ist ein hohler, dickwandiger Schlauch, der sich gegen sein Ende hin etwas erweitert. Der Hohlraum hat aber keine axiale Lage, sondern zieht vor der Achse durch den Stiel, der distalen Wand des letztern genähert wie Fig. 9 (*H*) zeigt. An der Basis ist dieser Hohlraum oft ganz durch einen Chitinpfpf verschlossen, von dem aus lockere, fasrige Chitinmassen ihren Ursprung nehmen, die das Innere des Hohlraums mehr oder weniger erfüllen können. Bricht man einen Stiel nahe der Basis ab, so kann Luft eindringen, die dann unter dem Mikroskop in Form dunkler Bläschen erscheint. Von zelligen Elementen ist im Innern des Stieles nie eine Spur zu finden. Die chitinogenen Zellen ziehen sich auch hier nach Bildung des Stieles ins Innere des Fußes zurück und verstopfen durch das zuletzt gebildete Chitin den Eingang in den Hohlraum des Stieles, den sie früher auskleideten. Eine Palissadenschicht der Cuticula ist auch hier auf dem nach



innen einspringenden Teile des Stieles vorhanden, aber die einzelnen Stäbchen sind wenig zahlreich und viel kleiner als bei den großen Saugnäpfen (Fig. 6 *p*). Wie Fig. 9 zeigt, ziehen nahe der Einlenkungsstelle der Stiele auch hier feine Porenkanäle durch die Cuticula, aber auch nur einige wenige (auf jedem Schnitt 2—5).

Unter der Cuticula der Fußglieder liegt überall ein ungeschichtetes Epithel, das aus Plattenzellen mit kleinen rundlichen Kernen zusammengesetzt ist. Diese epitheliale Auskleidung fehlt auch bei ältern Tieren nirgends, wenn sie auch auf Schnitten infolge ihrer oft sehr geringen Dicke nicht immer leicht zu sehen ist. Der nach innen eingesenkte Teil des großen Saugnäpfstieles ist von etwas höhern, bei jungen Tieren sogar sehr hohen Epithelzellen überkleidet, die hier stellenweise so dicht liegen, daß das Epithel aus einem einfachen Cylinderepithel zu einem mehrzeiligen Epithel wird, in dem die Kerne in 3—4 oder mehr Niveaus angeordnet sind. Unter dem Epithel folgt ein spärliches Bindegewebe mit zerstreut liegenden kleinen Kernen. Das Bindegewebe enthält überall größere Lacunen, die im Leben jedenfalls von Hämolymphe erfüllt sind. Durch alle 5 Tarsalglieder zieht die starke Sehne des Krallenbeugers. Der entsprechende Muskel entspringt im Oberschenkel. Die Sehne setzt sich an eine eigentümliche Einstülpung der äußern Cuticula an, die an der Spitze des 5. Gliedes unterhalb der beweglichen Krallen liegt („Streckplatte“ nach DAHL, l. c.). Parallel der Sehne verläuft ein ansehnlicher Tracheenstamm, der in jedem Fußgliede spindelförmig anschwillt und zahlreiche Äste abgibt (Fig. 8 *tr*). Rechts und links von der Sehne zieht je ein dicker Nerv.

Alle diese im Innern der Fußglieder enthaltenen Teile zeigen keine erwähnenswerten Besonderheiten andern Insecten gegenüber. Etwas anderes ist es, was jedem Schnitt durch ein Tarsenglied von *Dytiscus* ein sehr auffallendes Gepräge gibt: es sind die den ganzen Fuß ausfüllenden, zu Tausenden nebeneinander liegenden, im Innern hellen und eigentümlich radiär gestreiften Gebilde, die SIMMERMACHER für die Querschnitte von Muskelfasern hält (l. c., p. 487 u. tab. 25, fig. 8). GRABER (l. c.) erklärt in seinem Referat die vermeintlichen Muskeln für Drüsenzellen „mit einem chitinisierten und auf das Allerdeutlichste als hohl zu erkennenden schmalen Ausführungsgange“. GRABER hält es für wahrscheinlich, daß das Secret dieser Drüsen das Haften der Saugnäpfe an einer Unterlage unterstütze.

Die fraglichen Gebilde sind in der Tat Drüsen, trotz SIMMER-



MACHER's gegenteiliger Behauptung; und zwar sind es genau dieselben einzelligen Drüsen, die schon LEYDIG<sup>1)</sup> aus verschiedenen Körperregionen des *Dytiscus* beschrieb und auch so kenntlich abbildete, daß kaum zu verstehen ist, wie SIMMERMACHER, der die betreffende Arbeit LEYDIG's sogar selbst zitiert, die frappante Ähnlichkeit entgehen konnte. Soweit hat also GRABER recht. Wie ich mich überzeugen konnte, gibt es im ganzen Fuß überhaupt keine Muskeln. Wenn GRABER aber meint, das Secret der einzelligen Drüsen spiele beim Haften eine Rolle, so ist das ganz sicher falsch. Neben andern Gründen, die ich weiter unten erörtern will, spricht schon die Art und Weise, wie sie auf der Sohle münden, gegen eine solche Funktion: keine einzige Drüse mündet nämlich auf dem Saugnapf selbst, alle Ausführungsgänge öffnen sich vielmehr, wie oben beschrieben, in einem Kranz um die Basis des Stieles. Wie sollte unter solchen Umständen das Secret dorthin gelangen, wo es allein das Haften der Näpfe unterstützen könnte — auf den Saugnapf selbst? Dieses könnte nur geschehen, wenn das Secret, ohne sich im Wasser aufzulösen, längs dem Stiele bis auf den Napf gelangen könnte. Dieser weite Umweg, den das Secret dabei zurückzulegen hätte, macht es wenig wahrscheinlich, daß es dazu dienen könnte, den Saugnäpfen das Haften zu ermöglichen.

Die genannten einzelligen Drüsen sind in den mit Saugnäpfen versehenen Tarsengliedern so zahlreich, daß mancher Querschnitt von ihnen fast ganz erfüllt erscheint. Sie sind dann oft zahlreicher als die sehr kleinen, mit runden Kernen versehenen Bindegewebszellen, die überall zerstreut zwischen den Drüsenzellen vorkommen. Die Drüsenzellen selbst liegen meist sehr weit von der Ausmündungsstelle entfernt, so daß ihre äußerst feinen Ausführungsgänge oft so lang sind, wie das Tarsenglied hoch ist, und oft noch länger. In der Nähe der großen Saugnäpfe findet man die Zellen fast ausschließlich dicht unter der obern Wand des Fußgliedes (Fig. 8 *dr*). Wie Fig. 7, 8 u. 9 zeigen, können die Ausführungsgänge also eine recht beträchtliche Länge haben. Ohne Zweifel sind diese Drüsenzellen umgewandelte Epidermiszellen, die ursprünglich dort lagen, wo beim erwachsenen Tier ihre Ausführungsgänge in die Cuticula eindringen. Bei ihrer Umwandlung in Drüsenzellen haben sie eine ganz neue und auffallende Gestalt angenommen. Diese Eigentüm-

---

1) LEYDIG, Zur Anatomie der Insekten, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1859.

lichkeiten sind in den Hauptzügen von LEYDIG in seiner oben genannten Arbeit richtig erkannt und beschrieben worden. Da ich LEYDIG's Beschreibung in einigen Punkten vervollständigen und einige Ungenauigkeiten, die bei der ganzen Entwicklung der damaligen Technik (1859) nicht zu vermeiden waren, berichtigen will, so gebe ich hier eine ausführlichere Beschreibung der Drüsen, soweit ich sie selbst an Längs- und Querschnitten sowie an Zupfpräparaten untersucht habe, nebst einigen Notizen über ihre Verbreitung und ihre Zahl im *Dytiscus*-Körper.

Was unsern Drüsenzellen ihr eigenartiges Gepräge gibt, das sie auf den ersten Blick ins Mikroskop vor allen übrigen zelligen Elementen bei *Dytiscus* unterscheidet, das ist eine intracelluläre Differenzierung, die auf Querschnitten als Kreis mit einer radiären Streifung erscheint, auf Längsschnitten als Ellipse mit ebensolcher Streifung, bei der die Streifen rechtwinklig zu einer stabförmigen, stark lichtbrechenden Achse gerichtet sind (Fig. 12 u. 13). Auf Längsschnitten, die genau durch die Längsachse gegangen sind, sieht man, daß diese Längsachse eine direkte intracelluläre Fortsetzung des langen Drüsenausführungsganges bildet. Die feine Streifung in der Zone rund um den intracellulären Teil des Ausführungsganges trägt stets denselben Charakter, unabhängig von der Schnittrichtung. An unverletzten Drüsenzellen gleicht der optische Längsschnitt vollkommen einem wirklichen Längsschnitt; hebt oder senkt man aber den Tubus, so erscheint anstatt der Streifung eine feine Punktierung, am deutlichsten genau über der Längsachse. Kombiniert man diese Bilder, so gelangt man zu folgender Vorstellung von dem Bau dieses Teiles der Drüse: der intracelluläre Teil des Ausführungsganges zieht als ein gerader oder leicht gebogener Schlauch (Fig. 12) durch die Zelle und besitzt zahllose, äußerst feine, unter rechtem Winkel von ihm abgehende Ästchen; diese sind alle von gleicher Länge, denn sonst könnte kein so regelmäßig elliptischer und scharfer Kontur um den gestreiften Teil der Zelle entstehen. Man könnte den Ausführungsgang mit einer Lampenbürste vergleichen. Der Stiel der letztern entspräche dann dem außerhalb der Zelle gelegenen Teile, das mit Borsten besetzte Ende dem intracellulären Teile des Ausführungsganges, die nach allen Seiten vom Stiele abstehenden Borsten den feinen Verästelungen. Denkt man sich das Ganze hohl, so hat man ein genaues Bild des merkwürdigen Drüsenausführungsganges. Zu einer ähnlichen Vorstellung war auch LEYDIG im Jahre 1859 gelangt. Er erklärte die Strichelchen „ . . . für feine . . . Canäle, . . . welche

zunächst aus dem Zellenraum das Sekret in den centralen Cylinder, von dem ich annehmen muß, daß er einem erweiterten Lumen des Ausführungsganges entspricht, leiten“. Später (1890) ändert LEYDIG seine Meinung: „An den einzelligen Hautdrüsen von *Carabus* und *Dytiscus* . . . erschien mir das, was ich mit den vor 30 Jahren gebräuchlichen Linsensystemen als einen ‚von Strichelchen durchsetzten Raum‘ an der Wurzel des Ausführungsganges beschrieben habe, jetzt deutlich als eine quer gefächerte Kapsel.“<sup>1)</sup> Diese Auffassung LEYDIG's bedeutet entschieden keine Verbesserung seiner früher gegebenen Beschreibung. Betrachtet man einen Längsschnitt allein, so kann man allerdings den gestrichelten Raum in dem intracellulären Teil des Ausführungsganges für eine „quer gefächerte Kapsel“ halten. Hat man dagegen nur einen Querschnitt vor sich, so muß man zu der Vorstellung einer „radiär gefächerten Kapsel“ gelangen. Kombiniert man aber Quer- und Längsschnitte, so bleibt nur übrig, eine Fächerung durch zahllose quere und radiäre, sich kreuzende Scheidewände anzunehmen, was annähernd dem Bilde entsprechen dürfte, das ich oben entworfen habe. Dieses Bild dürfte auch eher erlauben, den Bau der einzelligen Dytiscidendrüsen mit dem meist einfachern Bau anderer einzelliger, zum Teil auch von LEYDIG beschriebener Drüsen zu vergleichen. Unter diesen gibt es eine ganze Anzahl solcher, deren chitinisierter Ausführungsgang intracellulär als ein einfaches, unverästeltes Röhrchen beginnt (*Carabus auratus*); beim Maikäfer ist der entsprechende Teil des Ausführungsganges länger als die Zelle und infolgedessen mehrfach aufgerollt. Weiterhin können Verästelungen des intracellulären Teils auftreten, wie sie von *Phronima sedentaria* durch (CLAUS<sup>2)</sup> bekannt wurden. Werden diese Verästelungen sehr fein und gleichlang, so kann zuletzt ein Bau resultieren, wie er bei *Dytiscus* vorliegt. Sowohl der lange Ausführungsgang als der radiär gestreifte Teil sind chitinisiert, was bei Einwirkung von Kalilauge deutlich wird: das Protoplasma verschwindet sehr bald, die radiär gestrichelte Zone widersteht viel länger, der Ausführungsgang selbst wird sogar von kochender Kalilauge nur sehr wenig angegriffen, so daß man in Tarsengliedern, aus denen alle Weichteile durch Kochen in Kalilauge entfernt worden sind, die zahlreichen Drüsenausführungsgänge

1) LEYDIG, Intra- und interzelluläre Gänge, in: Biol. Ctrbl., Vol. 10, p. 392.

2) CLAUS, Der Organismus der Phronimiden, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 2, 1879.



als ein dichtes Gewirre feinsten Fäden wiederfindet. Daß der chitinierte Ausführungsgang wirklich hohl ist, wie LEYDIG (1859) und nach ihm GRABER angibt, konnte ich erkennen, wenn ich Zupfpräparate, die solche Drüsen mit ihren Ausführungsgängen enthielten, unter dem Deckglase eintrocknen ließ. Die Ausführungsgänge füllten sich dann langsam mit Luft, deren Vordringen von dem abgerissenen Ende nach dem intracellulären Teil ich an der allmählichen Schwärzung der Röhrcchen verfolgen konnte.

Der protoplasmatische Teil der Zelle besteht aus einem ziemlich dicken Protoplasamantel, der das ganze radiär gestreifte Ende des Ausführungsganges einhüllt, und enthält stets einen recht großen Kern. Dort, wo der Ausführungsgang aus der Zelle austritt, wird er anscheinend eine Strecke weit von einem zarten Protoplasmaüberzug begleitet, der sich wahrscheinlich mit geeigneten Mitteln bis zu der Stelle verfolgen ließe, wo der Ausführungsgang mit der Körpercuticula zusammenhängt. Ab und zu konnte ich auch kleine rundliche Kerne vom Habitus der Bindegewebskerne dem Ausführungsgang anliegen sehen, glaube aber, daß sie mehr zufällig in diese Lage geraten waren und nicht als Bestandteile eines eventuell vorhandenen zelligen Belages des Ausführungsganges aufzufassen sind, da ich sie nur vereinzelt, nicht überall beobachten konnte.

Das Protoplasma der Drüsenzellen zeigt eine wabige Struktur, ist leichter färbbar an der Peripherie und außen stets deutlich umgrenzt. LEYDIG bildet allerdings ein Häufchen verschmolzener Drüsenzellen ab und betont ausdrücklich, daß oft keine Grenze zwischen den einzelnen Drüsenzellen wahrzunehmen sei. Ich konnte aber auf Schnitten immer deutlich Zellgrenzen unterscheiden, deutlicher, als das sonst bei Insecten der Fall zu sein pflegt. LEYDIG's Auffassung erklärt sich leicht aus dem Umstande, daß er es nicht mit Schnitten, sondern mit Gewebsfetzen zu tun hatte. Bei solchen kann man infolge der dichten Zusammenlagerung von Drüsen-, Epithel- und Bindegewebszellen sogar leicht in den Irrtum verfallen, die Drüsen für vielzellige Gebilde zu halten, zum mindesten für mehrkernige, da Zellgrenzen oft kaum wahrzunehmen sind. Dies ist besonders dort der Fall, wo die Drüsenzellen nicht so weit entfernt vom Ort ihrer Entstehung liegen. Wie nämlich schon LEYDIG angibt, finden sich die einzelligen Drüsen bei *Dytiscus* außer in den Tarsen auch sonst „über die ganze Haut weg“. LEYDIG fand sie in den Palpen, dem Kopf, dem Thorax, den Füßen, den Flügeldecken, und „selbst an der von den Flügeln bedeckten Rückenpartie fehlen sie



nicht, obschon sie hier eine geringe Ausbildung zeigen“. Da mir daran lag, endgültig festzustellen, ob die einzelligen Drüsen im Fuß der Dytisciden in irgendeiner Beziehung zu den Saugnäpfen stehen oder nicht, so habe ich die Verbreitung der Drüsen im *Dytiscus*-Körper mit in meine Untersuchung hineingezogen. Ich kann LEYDIG's Angaben durchaus bestätigen und in einiger Beziehung, was Zahl und Ausmündungsweise der Drüsen anbelangt, vervollständigen. Angenommen, die Drüsen spielten im Fuß die ihnen von GRABER zugeschriebene Rolle, so stand zu erwarten, daß ihr Vorkommen, wenn nicht ausschließlich, so doch hauptsächlich auf die mit Saugnäpfen versehenen Vorder- und Mitteltarsen der Männchen beschränkt sei. Es zeigt sich jedoch, daß sie in den Hinterfüßen der Männchen wenigstens ebenso zahlreich sind; weiterhin füllen sie das ganze Innere aller 3 Fußpaare der Weibchen ganz ebenso an. Endlich finden sie sich nicht etwa vereinzelt, sondern massenhaft unter der ganzen Körpercuticula: im Kopf, den Mundwerkzeugen, im Thorax besonders unter dem gelben Rande des Prothorax, im Abdomen usw. Ihr Habitus ist überall der gleiche. Die Größe schwankt aber recht bedeutend, so daß die kleinsten oft noch nicht die halbe Größe der auf Fig. 12 abgebildeten erreichen. Auch die Länge der Ausführungsgänge ist nicht überall die gleiche. Meist sind die Ausführungsgänge kürzer als in den Fußgliedern. Die oft sehr geringe Größe der Drüsenzellen bewirkt, daß man sie auf Flächenpräparaten oft leicht übersieht, da sie von größern Drüsenzellen umgeben und nach innen von Bindegewebszellen bedeckt werden. Auf Schnitten findet man sie dagegen immer (Fig. 14). Unter solchen Umständen ist es verständlich, wenn bei Zählungen, die ich mit Hilfe des Zeichenapparates vornahm, die Zahl der Drüsenzellen gewöhnlich etwas hinter der Zahl der Porenkanäle zurückblieb. So schnitt ich aus verschiedenen Körpergegenden (aus dem Prothorax, dem Abdomen u. a.) kleine Stücke der Körperwand heraus und zählte die der Cuticula von innen anliegenden Drüsenzellen. Darauf pinselte ich die Epidermis mit Drüsen und darunterliegendem Bindegewebe weg und zählte die stets vorhandenen feinen Poren. Die Zahl der letztern war immer ungefähr doppelt so groß wie die der Drüsen. Außer dem oben genannten Umstande — Kleinheit vieler Drüsenzellen, große Dicke und infolgedessen geringe Durchsichtigkeit des Präparates — mag hier noch eine andere Ursache in Betracht kommen. Die Drüsen könnten, was doch wohl im Bereiche der Möglichkeit liegt, eine kürzere

Lebensdauer haben als das Tier selbst, sie mögen, nachdem sie einige Zeit funktioniert haben, degenerieren und bis zur Unkenntlichkeit zusammenschrumpfen; die einmal vorhandenen Porenkanäle können aber nicht verschwinden; ihre Zahl bleibt dieselbe, unabhängig davon, ob die entsprechenden Drüsenzellen erhalten bleiben oder nicht. Diese Zahl ist nun überall eine sehr große: Ich zählte an verschiedenen Stellen 3000—4000 auf einen Quadratmillimeter! Überall dort, wo nicht gerade Muskeln inserieren oder nach innen einspringende Skeletteile von der äußern Körperwand abgehen, ist die Cuticula von so zahlreichen Porenkanälen durchsetzt, daß man starke Vergrößerungen (REICHERT Obj. 3, Ok. 5) braucht, um die Porenöffnungen zählen zu können. Bei schwächerer Vergrößerung erscheint die Cuticula von der Fläche gesehen nur fein punktiert; die Pünktchen erweisen sich bei starker Vergrößerung als runde Poren, deren Durchmesser noch viel kleiner ist als derjenige der überall zerstreut vorkommenden kleinsten Cuticularhaare. Auf Schnitten sowohl als auf Flächenpräparaten können die Kanälchen resp. ihre Ausmündungen sehr leicht übersehen werden, solange man sich auf Balsampräparate beschränkt; sie verschwinden hier gewöhnlich noch vollständiger als die Knochenkanälchen in Schliffen, die in Balsam gebracht wurden. In Wasser oder Alkohol betrachtet, erscheint z. B. ein Schnitt durch den „gelben Rand“ von der Seite des Prothorax, wie auf Fig. 15 abgebildet, wo dank einem glücklichen Zufall sehr viele Kanälchen ihrer ganzen Länge nach in der Schnittfläche liegen, oder, wie in Fig. 19, wo die meisten wegen ihres gewundenen Verlaufes nur stellenweise in der Schnittfläche liegen. Diese Kanäle sind zwar sehr fein, aber nicht auf eine Stufe mit jenen noch viel feinern „Porenkanälen“ zu stellen, die z. B. DREYLING<sup>1)</sup> beschreibt und abbildet. Die letztern erscheinen stets nur als eine feine Strichelung, die senkrecht zur Oberfläche der Cuticula gerichtet ist und im Bilde nie so wiedergegeben werden kann wie die von mir abgebildeten Kanäle.

Wie ist nun das Secret dieser Drüsen beschaffen? An den Füßen konnte ich nie irgend etwas von einem Drüsensecret finden. Es lag aber auf der Hand, eine längstbekannte Erscheinung, die jeder, der einen lebenden *Dyiscus* in die Hand nimmt, beobachten kann, in einen Zusammenhang mit den einzelligen Hautdrüsen zu

1) L. DREYLING, Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig-lebenden Bienen, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat. (tab. 18, fig. 19 u. 20).

bringen. Hebt man einen Schwimmkäfer mit der Hand aus dem Wasser, so nimmt man meist einen sehr unangenehmen Geruch wahr und bemerkt gleichzeitig eine weiße, milchige Flüssigkeit auf dem Prothorax, besonders an den Rändern, die der Käfer hier auf irgendeine Weise „ausschwitzt“. Der üble Geruch wird von vielen auf Rechnung dieser weißen Flüssigkeit gesetzt und die Erscheinung als Verteidigungsmaßregel der Käfer gedeutet. So lesen wir bei LEUNIS-LUDWIG (Synopsis des Tierreiches, Vol. 2) auf p. 77: „Wenn man sie anfaßt, sondern sie am Vorder- und Hinterrande des Halsschildes eine milchweiße, übelriechende Flüssigkeit ab.“ Die Flüssigkeit ist nun tatsächlich so gut wie geruchlos; wenn ich einen Tropfen davon mit der Fingerspitze abwischte, so konnte ich nie irgendeinen Geruch wahrnehmen. FÜRTH<sup>1)</sup> sagt p. 365: „Nach PLATEAU rührt der unangenehme Geruch der Schwimmkäfer von einer milchweißen Flüssigkeit her, die, wenn man einen *Dytiscus* reizt, zwischen Kopf und Prothorax hervorquillt (Blutaustritt?). DIERX weist jedoch darauf hin, der eigentliche Verteidigungsapparat der Dyticiden sei die Rectaltasche. Der voluminöse, elastische Enddarm endigt nämlich mit einem Caecum, das von Exkrementmassen und gashaltigem Wasser stark ausgedehnt wird; reizt man nun den Käfer, so stößt er, bevor er untertaucht, den ganzen Inhalt der Rectaltasche mit großer Heftigkeit aus. Es entsteht so im Wasser eine braune nach Schwefelwasserstoff riechende Wolke, die es dem *Dytiscus* leicht ermöglicht, sich den Blicken seiner Verfolger zu entziehen.“ Ich kann mich DIERX nur anschließen. Die aus dem After austretende, braune Wolke ist so groß, daß sie nur aus dem Darm resp. der Rectaltasche stammen kann, nicht aber aus der Analdrüse, da das Sammelreservoir der letztern nicht groß genug ist, um ein so bedeutendes Quantum Flüssigkeit zu bergen. Außerdem enthält das Reservoir stets eine hellgelbe, ölige Flüssigkeit, die ganz anders geartet ist als der braune übelriechende Inhalt der Rectaltasche. Der Geruch stammt weder aus der Analdrüse noch von der milchweißen Flüssigkeit, die am Prothorax hervorquillt; diese scheint FÜRTH geneigt zu sein, für Blut zu halten. Er tut das nach dem Vorgange LEYDIG's (l. c., 1859), nach dem bei *Coccinella* und *Meloe* die Flüssigkeit, die bei diesen Käfern am Kniegelenk austritt, Blut ist, nicht ein Drüsensecret. Ich brauche hier auf die vieldiskutierte Frage nach der Herkunft dieser Flüssigkeit bei den genannten Tieren nicht weiter

---

1) Chemische Physiol. der nied. Tiere, p. 365.



einzugehen. Wie ich feststellen konnte, ist jedenfalls die milchweiße Flüssigkeit bei *Dytiscus* kein Blut. Bringt man einen Tropfen der Flüssigkeit mit etwas Wasser auf einen Objektträger und bedeckt ihn mit einem Deckgläschen, so kann man sich leicht überzeugen, daß es eine farblose Flüssigkeit ist, die sich Wasser gegenüber wie ein Öl verhält. Ich erhielt stets das Bild einer Emulsion: winzige Tröpfchen einer öligen Flüssigkeit, die sich in Wasser nicht löst, in Alkohol gar nicht oder sehr schwer löst, ohne jede Beimischung irgendwelcher zelligen Elemente. Aus diesen Eigenschaften erklärt sich auch zwanglos die milchweiße Farbe, solange die Flüssigkeit nur mit sehr wenig Wasser vermischt und in Menge vorhanden ist. Im Wasser kann der Käfer beliebig viel derselben Flüssigkeit liefern, ohne daß etwas von der milchweißen Farbe sichtbar wird. Über die chemische Zusammensetzung der Flüssigkeit kann ich nichts aussagen. Es dürfte überhaupt schwer sein, Untersuchungen in dieser Richtung anzustellen, da das Material kaum in ausreichender Menge zu beschaffen wäre.

Da die fragliche Flüssigkeit nun ganz sicher kein Blut ist, da ich zudem bei Käfern, die eine Menge dieser Flüssigkeit von sich gegeben hatten, die betreffenden Stellen der Cuticula immer unverletzt fand, ohne Risse oder Löcher, durch die Blut hätte heraustreten können, so kann sie nur das Secret irgendwelcher Drüsen sein. Andere Drüsen als die beschriebenen einzelligen kommen hier nicht in Betracht, mir sind wenigstens bei *Dytiscus* keine bekannt geworden. Somit sind sie es, die das Secret liefern. Es sind ihrer im Prothorax so viele, daß sie sehr gut ein solches Quantum Flüssigkeit liefern können, wenn sie alle gleichzeitig ihren Inhalt entleeren. Wenn der Käfer aus dem Wasser genommen wird, so ist der Prothorax diejenige Region des Körpers, von deren Oberfläche das Wasser am schnellsten abfließt. Das hier durch die Poren entleerte Secret wird also fast ganz ohne Beimischung von Wasser bleiben, während am Bauch und an den Beinen das hierher zusammengelaufene Wasser ein Sichtbarwerden des auch hier vielleicht sehr reichlich austretenden Secrets verhindern muß. Dazu kommt noch, daß am Prothorax besonders zahlreiche Drüsen nebeneinander münden. Nicht nur auf der Oberseite und am Rande des Halsschildes münden zahlreiche Drüsen, auch unter der dünnen Chitinhaut, die Prothorax und Kopf verbindet, liegen zwei große runde Plaques, jeder aus mehreren Hundert Drüsen zusammengesetzt, deren Mündungen auf 2 Stellen rechts und links von der Mittellinie auf der Dorsalseite



der Nackenhaut liegen. Ich nehme an, daß das Secret auch dann entleert wird, wenn der Käfer ungestört im Wasser ist, aber natürlich nicht in ähnlich großer Menge, sondern nur allmählich. Das in winzigen Tropfen austretende Secret mag normalerweise eine Art Firnis abgeben, der die Cuticula überzieht und sie unbenetzbar macht. Diese Rolle kommt nach DIERX <sup>1)</sup> dem Secret der Analdrüsen zu. Mir scheint, daß das Secret der Analdrüsen, falls es wirklich die dazu notwendigen Eigenschaften besitzen sollte, kaum die Möglichkeit hat, den ganzen Körper gleichmäßig zu überziehen. Es käme doch höchstens für die nächste Umgebung des Afters in Betracht. Hier, unter den Spitzen der Flügeldecken, bleibt ja auch die Atemluft hängen, die sich der Käfer von Zeit zu Zeit von der Oberfläche des Wassers holt. Die übrigen Körperregionen des Käfers müssen auf andere Weise gegen Benetzung geschützt sein. Diesen Schutz kann das Secret der einzelligen Hautdrüsen übernehmen, analog den fettigen Secreten z. B. bei Säugetieren. Dieselbe Rolle spielen wohl auch normalerweise ebensolche oder ähnliche einzellige Hautdrüsen bei andern, auf dem Lande lebenden Insecten, wenn ihr Secret auch unter besondern Umständen als Abwehrmittel dienen mag. Sollte sich diese Annahme bei weitem Untersuchungen bewahrheiten, so würde ich die Drüsen „Firnisdrüsen“ nennen. Der Wirkung ihres Secrets wäre dann der Umstand zuzuschreiben, daß das Wasser am Körper des Käfers nicht haften bleibt. Er ist tatsächlich unbenetzbar, denn sobald man ihn aus dem Wasser genommen hat, ist er trocken. Ich will an dieser Stelle erwähnen, daß ich bei der Untersuchung der Körpercuticula verschiedener Käfer deutliche Hinweise auf eine interessante Korrelation zwischen Drüsenzahl und Behaarung fand. Der Zusammenhang war kurz folgender: je zahlreicher und länger die Haare, desto weniger zahlreich die Drüsen. Die Haare bei *Dytiscus* sind im allgemeinen klein und wenig zahlreich, die Drüsen dafür in desto größerer Menge vorhanden. Der starken Behaarung des Maikäfers entspricht dagegen eine geringere Drüsenzahl. Offenbar kann die zwischen den Haaren befindliche Luft schwerer durch Wasser verdrängt werden, so daß ein firnisartiges Drüsensecret eher entleert werden kann.

Mir scheint die Wahrscheinlichkeit recht groß zu sein, daß die

---

1) F. DIERX, Sur la structure des glandes anales des Dytiscides et le prétendu rôle défensif de ses glandes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 128, 1899, p. 1126—1127.

Drüsen bei *Dytiscus* und bei andern Käfern diese und keine andere Funktion haben. Ich muß aber zugeben, daß damit noch nicht bewiesen ist, daß sie beim Ansaugen der Füße keine Rolle spielen. Man könnte sich ja sehr gut vorstellen, daß Drüsen in verschiedenen Körperregionen, ohne sich morphologisch zu verändern, verschiedenen Bedürfnissen des Tieres gerecht werden könnten und dies sogar dann, wenn auch ihr Secret überall ein ähnliches bliebe. Es wäre also doch denkbar, daß die im Fuße so zahlreichen Drüsen ein Secret liefern, das zwar nicht wesentlich verschieden von jener weißen Flüssigkeit am Thorax zu sein brauchte, aber hier den Saugnäpfen das Haften an glatten Flächen erst zu ermöglichen hätte.

Daß auch diese Annahme falsch wäre, zeigt eine Beobachtung, die von jedermann leicht nachzuprüfen ist. Ich hatte zu meinen Untersuchungen hauptsächlich Tiere zur Verfügung, die in absolutem Alkohol fixiert waren. Die Extremitäten solcher Tiere waren stark gehärtet, steif geworden, und zwar waren nicht nur die Weichteile gehärtet, sondern auch das Chitin zeigte sich viel weniger elastisch, als es bei lebenden oder eben getöteten Insecten der Fall zu sein pflegt. Trotzdem funktionierten die Saugnäpfe der Füße recht gut, so daß abgeschnittene Tarsen oft am Boden der Uhrschälchen fest haften blieben. Ich konnte solche hängengebliebene Füße auf dem Boden der Glasschalen, unter Alkohol, hin- und herziehen, ohne sie von ihrer Unterlage loszulösen. Ich weichte nun solche Füße 12–24 Stunden in Wasser. Dadurch gewann das Chitin seine Elastizität wieder, und zwar konnte ich quantitativ buchstäblich keinen Unterschied finden zwischen der Tragkraft der Saugnäpfe solcher in Alkohol fixierter und lebender Füße. Ein Vorderfuß von einem männlichen *Dytiscus marg.* trug nämlich, nachdem er 6 Monate in Alkohol gelegen hatte und dann 15 Stunden in Wasser geweicht worden war, 10–11 g, obensoviel wie ein frisch abgeschnittener.

Der Versuch, der dazu dienen sollte, eine Vorstellung von der Tragkraft der Saugnäpfe zu liefern, wurde folgendermaßen angestellt: ein frisch abgeschnittenes Vorder- (oder Mittel-) Bein wurde mittels eines dünnen Seidenfadens an das eine Ende eines Wagebalkens gebunden, senkrecht darüber an einem besondern Stativ ein Objektträger in horizontaler Lage befestigt und der Fuß nun mit einem Tropfen Wasser an die Unterseite dieses Objektträgers angedrückt.

Dann belastete ich die Wagschale derselben Seite vorsichtig mit Vogeldunst, von dem ich nach und nach soviel auf die Wagschale brachte, bis der Fuß sich vom Glase löste. Indem ich den-

selben Versuch vielemal mit jedem einzelnen Fuße wiederholte und jedesmal das Gewicht notierte, das gerade genügte, um den Fuß vom Glase zu lösen, zuletzt aber das Mittel der erhaltenen Zahlenreihe berechnete, erhielt ich eine Zahl, die annähernd als Maß für die Tragkraft der Saugnäpfe angesehen werden kann. Nachdem ich den Versuch mit intakten Vorderfüßen gemacht hatte, entfernte ich vorsichtig den größten Saugnapf, um die Tragkraft aller übrigen Saugnäpfe festzustellen. Dann wurde auch der zweitgrößte Saugnapf entfernt, endlich dasselbe Experiment mit einem Mittelfuß wiederholt. Ich erhielt auf diese Weise folgende Zahlen:

Ein intakter, frisch abgeschnittener Vorderfuß trägt 8 g.

Ein intakter, frisch abgeschnittener Mittelfuß trägt 3 g.

Ein intakter, frisch abgeschnittener Vorderfuß ohne den größten Saugnapf trägt 5 g.

Ein intakter, frisch abgeschnittener Vorderfuß ohne die beiden großen Saugnäpfe trägt 4,2 g.

Ein in Alkohol fixierter und dann im Wasser aufgeweichter Vorderfuß trägt 10—11 g.

Der auf den ersten Blick sehr merkwürdige Umstand, daß ein in Alkohol fixierter Fuß mehr trug als ein frischer, ist wohl darauf zurückzuführen, daß dieser Fuß von einem andern (vielleicht etwas größeren) Exemplar stammte oder daß an ihm zufällig alle Saugnäpfe tadellos intakt waren, was sonst selten der Fall zu sein pflegt, da die zarten kleinen Saugnäpfe oft z. T. abgebrochen oder sonst verletzt zu sein pflegen. Es wäre aber auch denkbar, daß durch die Behandlung mit Alkohol und Wasser die Tragfähigkeit nicht nur nicht herabgesetzt, sondern sogar erhöht wird. Überhaupt konnten diese mit recht rohen Mitteln angestellten Versuche keine sehr genauen Resultate liefern. Ich hatte auch gar nicht im Sinne, PLATEAU'S (l. c.) jedenfalls recht genaue Angaben zu verbessern. Mir kam es nur darauf an, zu zeigen, daß fixierte und nachher wieder aufgeweichte Saugnäpfe mindestens ebensogut funktionieren wie frische. Dies ist mir gelungen, und es ist damit der Beweis geliefert, daß zum Haften kein Drüsensecret nötig ist. Eine Flüssigkeit ist allerdings nicht zu entbehren, denn ein mit Fließpapier auch nur flüchtig getrockneter Fuß haftet gar nicht oder nur sehr schwach an einer Unterlage. Der Käfer kommt ja aber auch gar nicht in die Lage, seine Saugnäpfe auf dem Trocknen zu gebrauchen. Die Begattung findet bekanntlich im Wasser, hier in Livland unter



dem Eise statt. Das Wasser ersetzt ein Drüsensecret, das auf dem Lande vielleicht notwendig wäre.

Wenn es mir eben gelungen sein sollte, ein klares Bild von der anatomischen Einrichtung des Fußes und seiner Saugnäpfe zu geben, so dürfte es leicht fallen, die Wirkungsweise des ganzen Gebildes und seiner einzelnen Teile zu begreifen. Der Käfer soll nach der verbreiteten Auffassung seine Vorderfüße (und Mittelfüße) hauptsächlich bei der Begattung gebrauchen. Daß er seine Saugnäpfe aber auch sonst bei jeder sich ihm bietenden Gelegenheit zu gebrauchen versteht, kann man leicht an Käfern in der Gefangenschaft beobachten. So sah ich die Tiere oft Regenwürmer, mit denen ich sie fütterte, mit allen 4 Vorderextremitäten erfassen und festhalten, während die Mundwerkzeuge den Wurm an einem Ende in Angriff nahmen. Dabei läßt der Käfer seine Beute oft sehr behende „durch die Hand gleiten“, indem er anscheinend einen festen Angriffspunkt für seine Freßwerkzeuge sucht. Die Geschwindigkeit, mit der er dabei seine Füße an dem Wurm hin und her gleiten läßt, wobei ihm das Loslassen scheinbar nicht die geringste Mühe macht, ließen mich im Anfang meiner Untersuchung vermuten, daß er die einzelnen Saugnäpfe in seiner Gewalt haben müsse, daß etwa deren Form willkürlich verändert werden könnte, die an einer glatten Unterlage haftenden Saugnäpfe einer Fußsohle also loslassen könnten, ohne daß der ganze Fuß mit Gewalt zurückgezogen würde. Um festzustellen, wieweit diese Fähigkeit des *Dytiscus*, einen mit Hilfe der Saugnäpfe erfaßten Gegenstand wieder willkürlich loszulassen, gehe, schnitt ich einem Tiere die Hinter- und Mittelbeine ab und drückte seine Vorderfüße an ein Deckgläschen, so daß die Saugnäpfe fest daran haften blieben. Kaum hatte ich das Tier ins Aquarium zurückgesetzt, so ließ er das Gläschen fallen. Ich entfernte nun auch das eine Vorderbein. Zu meiner Verwunderung sah ich, wie er sich auch jetzt mit Leichtigkeit von dem an der Sohle des übrig gebliebenen Fußes haftenden Deckgläschen befreite. Als ich aber näher zusah, entdeckte ich bald, daß es das Gläschen mit seinen kräftigen Mundwerkzeugen packte und von der Fußsohle abzog. Ich schnitt nun auch die Oberkieferzangen ab. Nun war der Käfer hilflos. Mit einem an seinem Fuße haftenden Objektträger sank er auf den Boden des Aquariums und blieb hier trotz verzweifelter Anstrengungen bis zu seinem Tode, der am andern Tage eintrat. Um mich zu vergewissern, daß es nicht etwa der durch die Operation bewirkte Choc und der heftige Blutverlust sei, der das Tier die Gewalt über



seine Haftapparate verlieren ließ, wiederholte ich denselben Versuch mit einem Tiere, das ich mit einem Zwirnsfaden fesselte. Es wurden nicht nur alle Gliedmaßen bis auf den einen Vorderfuß gebunden, sondern ich zog den Faden auch mehrfach zwischen den Kieferzangen durch. Das so gefesselte und geknebelte Tier erwies sich als ebenso hilflos wie der verstümmelte Käfer. Daß schon der Verlust eines Vorderbeines für ein sonst unverletztes Tier verhängnisvoll werden kann, sah ich später an einem Käfer, der neben mehreren intakten als ein fünfbeiniger in die Gefangenschaft geraten war. Indem er in einer ihm zugewiesenen tiefen Glasschale unruhig hin und her schwamm, blieb er oft mit dem einen ihm gebliebenen Vorderfuß an der Wand des Gefäßes hängen und brauchte oft Stunden, um sich wieder zu befreien. Zuletzt fand ich ihn eines Tages tot am Glase hängen. Hier fehlte ihm die Möglichkeit, seine Kiefer zu Hilfe zu nehmen, er war wohl außerdem durch Blutverlust etwas geschwächt, und eine sonst so zweckmäßige Körpereinrichtung wurde für ihn verhängnisvoll. In der freien Natur kann eine ähnliche Gefahr allerdings kaum eintreten. Zudem ist ja ein unverletzter Käfer stets imstande, seine Füße von einer glatten Unterlage abzuheben. Er tut das, indem er jeden Fuß einzeln loslöst, während er sich mit den übrigen Extremitäten kräftig abstößt. Da die Saugnapfe auf den Unterseiten dreier Fußglieder verteilt sind, so werden sich nicht alle Saugnapfe gleichzeitig abheben, sondern reihenweise, die proximalwärts gelegenen zuerst, die kleinen distalen zuletzt. Jeder einzelne Saugnapf wird dabei nicht senkrecht zur Unterlage gehoben, sondern zuerst wird sein proximaler, nach der Tibia schauender Rand sich heben, womit gleichzeitig das Haften des ganzen Saugnapfes aufhören muß. Indem der Käfer sein ganzes Bein gleichzeitig zurückzieht, werden die Saugnapfstiele aus ihrer zur Fußsohle rechtwinkligen Lage gebracht und zur Fußspitze hin geneigt. Mit dem hierbei ausgeübten Druck steht wohl auch jenes auf Fig. 9 mit *sp* bezeichnete Zähnchen in Zusammenhang, das dazu dienen kann, ein zu starkes Umlegen der Saugnapfstiele zu verhindern. Bei den heftigen Bewegungen, die das Tier mit seinen Füßen ausführt, ist die Beweglichkeit der Saugnapfstiele in ihrem basalen Gelenk entschieden von großer Bedeutung, wie auch jenes oben beschriebene Gelenk zwischen dem Stiel und der Haftfläche der kleinen Saugnapfe. Die Bedeutung dieser Beweglichkeit leuchtet sofort ein, wenn man sich die Stiele starr und ohne diese beiden Gelenke vorstellt. Die Gefahr, beschädigt zu werden, abgebrochen

oder geknickt zu werden, wäre entschieden viel größer, als sie tatsächlich auch bei heftigen gleitenden Bewegungen des Fußes dank diesen Gelenken ist.

Als eine Schutzvorrichtung gegen eine Verletzung der zarten Saugnäpfe bei zu festem Andrücken des Fußes an einen fremden Gegenstand können auch die den Rand der Sohle in einem dichten Kranze umgebenden Randborsten aufgefaßt werden. Sie sind ebenfalls beweglich eingesenkt und dienen als Puffer zwischen Fuß und Fremdkörper.

Die großen Saugnäpfe bedürfen eines solchen Schutzes viel weniger als die kleinen, da sie bedeutend solider gebaut sind. An den großen Saugnäpfen kann man nun das Zusammenwirken aller jener Teile, deren Deutung auf den ersten Blick recht schwierig erscheint, am besten studieren. Die Art und Weise, wie die großen und die kleinen Saugnäpfe ihrer Aufgabe, als Haftapparate zu funktionieren, gerecht werden, dürfte bei beiden wesentlich dieselbe sein, so daß es genügt, wenn ich hier die Wirkungsweise der großen Saugnäpfe zu analysieren versuche.

Daß alle die becher- oder napfförmigen Gebilde auf der Sohle von *Dytiscus* echte Saugnäpfe sind, die ohne ein Klebemittel und ohne von speziellen Muskeln bewegt zu werden, dank der Elastizität des Chitins automatisch funktionieren, dürfte nach dem Vorhergehenden keinem Zweifel mehr unterliegen. Wie kommt aber nun das Festsaugen bei den großen Saugnäpfen zustande? Wie ich schon im anatomischen Teil erwähnte, hat SIMMERMACHER diesen Vorgang entschieden falsch beschrieben; und zwar ist es vor allem keine Abflachung des Saugnapfes, durch die das Wasser unter ihm verdrängt wird, wenn der Fuß einer Unterlage angedrückt wird. Eine Abflachung wäre nur möglich, wenn das Chitin in recht hohem Grade dehnbar wäre. Das ist jedoch nicht der Fall. Eine Abflachung braucht auch gar nicht zu erfolgen; es handelt sich vielmehr um eine Vorwölbung der Mitte des schlüsselförmigen Saugnapfes. Sobald die Ränder des Napfes die Unterlage berührt haben, muß die Mitte, da die Seitenwände des Napfes äußerst biegsam sind, bei weiterm Druck vorgetrieben werden. Dadurch wird ein großer Teil des unter dem Saugnapf befindlichen Wassers verdrängt werden. Hört nun der Druck von oben auf, so werden die Verstärkungsrippen durch ihre hohe Elastizität danach streben, ihre frühere Form wieder anzunehmen. Da das Wasser aber nicht ebenso leicht wieder von außen unter den Saugnapf zurückzuströmen vermag, so wird im Innern

ein geringerer Druck herrschen als außen und der Saugnapf fest haften bleiben. Solange der Saugnapf an der Unterlage haftet, kann seine Gestalt nicht wieder dieselbe werden, die sie vor dem Andrücken des Fußes war, aus dem einfachen Grunde, weil der Vorgang sich im Wasser und nicht in Luft oder einem andern Gase abspielt. Wie man sieht, kommt der eigenartigen Anordnung der elastischen Verstärkungsrippen hier eine große Bedeutung zu. Der eigentliche Saugnapf muß biegungsfest sein, das heißt, bei großer Festigkeit möglichst biegsam bleiben. Dies ist nun gerade bei der vorliegenden Verteilung der stützenden Teile erreicht. Ein Vergleich mit dem Stiel zeigt, daß die Verstärkungsleisten in letzterm eine zentrale Anordnung haben. Es liegt der Vergleich mit Wurzel und Stamm nahe: zentrale Anordnung des mechanischen Gewebes in der zugfesten Wurzel, periphere Anordnung derselben Elemente in dem biegungsfesten Stamme. Zugfest muß der Stiel sein, wenn der Saugnapf mit Gewalt von der Unterlage abgehoben wird.

Welche Rolle spielen nun die Fransen am Rande des Saugnapfes? SIMMERMACHER hält sie für nebensächlich. Dagegen möchte ich ihnen eine recht wichtige Rolle zuschreiben. Der Käfer hat es nämlich unter natürlichen Verhältnissen nie mit Flächen zu tun, die etwa so glatt wie Glas wären; vielmehr ist es für ihn von Wichtigkeit, daß seine Füße auch an verhältnismäßig rauen Gegenständen haften bleiben. Je kleiner der einzelne Saugnapf ist, desto leichter wird sich ihm eine genügend große und gleichzeitig glatte Fläche an einem fremden Gegenstand bieten. Je größer der Saugnapf, desto besser müssen seine Ränder sich in die feinen Unebenheiten der Unterlage hineinschmiegen können. Diesem Bedürfnis kommen die äußerst feinen Fransen entgegen. Wie man dickflüssigen Leim ganz gut mit einer Tischgabel aus dem Topfe nehmen kann, so das dünnflüssige Wasser mit einem genügend feinen Gewebe. Wenn Wasser durch sehr feinen Seidenstoff auch allmählich durchdringt, so geschieht das doch viel langsamer als durch ein grobmaschiges Netz. Ganz ebenso glaube ich den feinen Fransen am Saugnapfrande die Bedeutung zuschreiben zu müssen, daß sie sich erstens in die feinen Vertiefungen der Unterlage hineinschmiegen und zweitens das Zurückströmen des Wassers in den Saugnapf, wenn nicht ganz verhindern, so doch sehr verlangsamen. Man versuche einen Kautschuksaugnapf auf einer rauen Unterlage zu befestigen. Sind die Rauigkeiten nicht zu groß, so haftet er, aber nur sehr kurze Zeit, ev. einige Sekunden. An einer Fensterscheibe dagegen



kann er stundenlang haften bleiben. Es ist klar, daß die kleinen Saugnäpfe viel eher ohne einen solchen Fransenbesatz funktionieren können; tatsächlich fehlt ihnen ja auch ein solcher.

Es fragt sich nun noch, welche Aufgabe die auf Fig. 8 u. 9 mit *p* bezeichnete Schicht festern Chitins zu erfüllen hat. Mir scheint, ihr kann nur die Bedeutung einer Verfestigung des Saugnapfstieles nach innen zukommen. Die Palissadenschicht kann ja als eine direkte Fortsetzung der festen Cuticula der Sohle angesehen werden, eine Fortsetzung, auf deren Grunde jenes zur Festigung des Stieles dienende Bündel brauner Chitinstäbe entspringt. Letzteres muß, um seiner Aufgabe, dem Stiel Festigkeit zu verleihen, gerecht zu werden, selbst einen festen Stützpunkt haben, der seinerseits wieder mit der Wand des Tarsengliedes fest verbunden sein muß. Den Stützpunkt findet das Bündel in jenem strukturlosen Chitinpfropf, der oben mit dem Schlußstein eines Gewölbes verglichen wurde. Dieser Schlußstein wird von der Palissadenschicht getragen, die sich ihrerseits auf die Fußsohle stützt. Indem die Palissadenschicht aber aus einzelnen in weiches Chitin eingebetteten Stäbchen zusammengesetzt ist, bewahrt sie eine gewisse Beweglichkeit. Die einzelnen Palissaden werden, wenn der Saugnapf eine Unterlage berührt, auseinandergezogen, wenn der Fuß sich zurückzieht, einander genähert werden, ähnlich den Falten in der Wand einer Ziehharmonika.

An die Beschreibung des Baues und der Wirkungsweise der Dytiscidensaugnäpfe hätte sich hier nun eine Untersuchung der Entwicklung derselben anzuschließen, die ich nachzutragen hoffe. Einem erneuten Versuche, alle bei Insecten vorhandenen Haftvorrichtungen untereinander zu vergleichen, müßte weiterhin eine Untersuchung der einzelnen Objekte voraufgehen, die mindestens so detailliert gehalten sein müßte wie die obige.

---



## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 34.

Fig. 1. Linker Vorderfuß von *Dytiscus marginalis* ♂, von oben. Zeichenapparat 12 : 1.

Fig. 2. Rechter Mittelfuß von *Dytiscus marginalis* ♂, von oben. Z.-App. 12 : 1.

Fig. 3. Linker Vorderfuß von *Dytiscus marginalis* ♂, von unten. *a* größter Saugnapf, *b* zweitgrößter Saugnapf, *Rb* Randborsten, *Rb<sub>1</sub>* Borsten auf der Unterseite des 4. Gliedes. Das Krallenglied weggelassen. Z.-App. 20 : 1.

Fig. 4. 1. Tarsalglied eines Vorderfußes von *Dytiscus marginalis*, von vorn, nach Entfernung der distalen Glieder. Z.-App. 20 : 1.

Fig. 5. *Dyt. marg.* Stück eines 2. Fußgliedes (Vorderfuß), von vorn, nach Entfernung der distalen Fußglieder. *Rb* Randborsten, *Sn* Saugnäpfe. 40 : 1.

Fig. 6. Schnitt durch einen kleinen Saugnapfstiel. *p* Palissadenschicht, *k* durch Chitinpfropf verstopfter Eingang in den Kanal im Innern des Stieles, *a* Drüsenausführungsgang, *h* Hemmvorrichtung, *St* Stiel. Z.-App. 340 : 1.

Fig. 7. Längsschnitt durch das 1. Tarsalglied eines *Dytiscus latissimus* ♂ (Vorderfuß). *A* Achse des Saugnapfstieles, *Fr* Fransen am Rande des Saugnapfes, *pk* Porenkanäle, *ks* Stiele der kleinen Saugnäpfe, *Rb* Randborsten, *Vr* Verstärkungsrippen, *x* unregelmäßiger Chitinwulst, nach innen von der „Palissadenschicht“, *p* „Palissadenschicht“. Z.-App. 80 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch das 1. Tarsalglied eines *Dytiscus marginalis* ♂ (Vorderfuß). *Rb* Randborsten, *Ss* Sehnenscheide (der Querschnitt der Sehne ist beim Schneiden herausgefallen), *tr* Trachee, *dr* Drüse. Z.-App. 100 : 1.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein 2. Tarsalglied eines Vorderfußes von *Dytiscus latissimus* ♂. *G* Gelenk zwischen Stiel und Saugnapf; *H* Hohlraum im Innern des Stieles, *Pr* Porenkanäle. Z.-App. 180:1.

Fig. 10. Längsschnitt durch ein 1. Tarsalglied eines Vorderfußes von *Dytiscus latissimus* ♂. Gekocht in Kalilauge. *x* unregelmäßiger Chitinwulst nach innen von der „Palissadenschicht“. Z.-App. 115:1.

#### Tafel 35.

Fig. 11. Verlauf der Verstärkungsrippen und ihrer Verästelung in einem großen Saugnapf. Der Verlauf der aus dem Stiele austretenden Rippen ist der größern Übersichtlichkeit wegen nur bei 5 Rippen bis zum Rande des Saugnapfes eingezeichnet. *A* Achse des Stieles, *Fr* Fransenendverästelungen der Verstärkungsrippen, *Vr* Verstärkungsrippen. 100:1.

Fig. 12. Drüsenzelle aus dem Fuß eines *Dytiscus marginalis*, im Längsschnitt. Z.-App. 800:1.

Fig. 13. Querschnitt einer Drüsenzelle aus dem Fuß eines *Dytiscus marg.* Z.-App. 800:1.

Fig. 14. Schnitt durch den „gelben Rand“ am Prothorax von *Dytiscus marg.* Cuticula mit kurzen Cuticularhaaren (*Kh*); darunter Epidermis und unter dieser Drüsenzellen quer und längs getroffen. Zwischen den Drüsenzellen vereinzelte Bindegewebszellen, unter ihnen eine Lage Bindegewebe (*B*). *P* Poren (Drüsenmündungen). Z.-App. 340:1.

Fig. 15. Cuticula mit Porenkanälen. Prothorax 570:1.

Fig. 16. Ein Stück der Prothoraxwand, von der Fläche gesehen; mit 3 kleinen Cuticularhärrchen und vielen Poren. Z.-App. 340:1.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Körperwand von *Hirudo medicinalis*,  
nebst einigen Bemerkungen über die BAYER'schen  
Organe von *Clepsine sexoculata*.

Von

L. Hachlov.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Heidelberg.)

Mit Tafel 36–38 und 3 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	450
II. Technisches . . . . .	450
III. Untersuchung . . . . .	451
Epidermis . . . . .	451
Literaturübersicht . . . . .	451
Eigne Untersuchungen . . . . .	452
Blutcapillaren der Epidermis . . . . .	456
Einzellige Hautdrüsen . . . . .	459
Literaturübersicht . . . . .	459
Eigne Untersuchungen . . . . .	460
Bindegewebe . . . . .	461
Literaturübersicht . . . . .	461
Eigne Untersuchungen . . . . .	462
Pigmentzellen . . . . .	463
Literaturübersicht . . . . .	463
Eigne Bemerkungen . . . . .	464
Botryoidalgewebe . . . . .	465
Muskulatur . . . . .	466
Literaturübersicht . . . . .	466
Eigne Untersuchungen . . . . .	467
„BAYER'sche Sinnesorgane“ . . . . .	472
Befestigung der Dorsoventralmuskelfasern bei <i>Clepsine</i> . . . . .	474

## I. Einleitung.

Das Hauptziel der vorliegenden Arbeit, die ich auf Vorschlag meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. BÜTSCHLI unternommen habe, war die Untersuchung der Sinnesorgane von *Hirudo medicinalis*. Es ergaben sich indessen hierbei sehr viele Schwierigkeiten, weil die Gewebselemente, welche sich am Aufbau der betreffenden Organe beteiligen, wie Epithel, Bindegewebe, Muskulatur, noch ungenügend erforscht waren. Ich mußte deshalb zuerst diese Elemente untersuchen, freilich nur so weit, wie es zum Verständnis der Sinnesorgane notwendig war.

Diese Studien haben nun, obwohl sie nicht erschöpfend sind, mancherlei Neues gebracht, das eine nähere Besprechung zu lohnen scheint.

Die histologischen Resultate geben manche Anhaltspunkte für embryologische Untersuchungen, die nicht ohne Interesse erscheinen, weil auf diesem Gebiet erst wenig gearbeitet worden ist.

Hier will ich deshalb nur das Epithel, Bindegewebe, Pigment, Hautdrüsen und Muskulatur behandeln, in einem zweiten Aufsatz die Sensillen und ihre allmähliche Umbildung zu Augen.

Die Literaturübersicht wird immer vor den einzelnen Kapiteln behandelt werden.

## II. Technisches.

Das Material sammelte ich teils in der Umgegend von Heidelberg, teils bezog ich es aus der Apotheke. Besonders große Exemplare von *Hirudo medicinalis* erhielt ich aus der Blutegelzüchterei des Herrn STELZER in Hildesheim. Nach der Konservierung waren diese Tiere 12,5 cm lang und 3 cm breit.

Zur Konservierung benutzte ich die verschiedensten Gemische: Alkohol 95°, Sublimat-Alkohol (konz. wässrige Sublimatlösung + 96° Alk., 1 : 1), konzentrierte wässrige Sublimatlösung, Chromosmiumessigsäure nach FLEMMING, Sublimatessigsäure ( $\frac{1}{2}$  konz. Sublimatlösung + 5% Essigsäure), Sublimatalkohol für die APATHY'sche Nachvergoldung, Pikrinschwefelsäure und schließlich PERENYI'sche Flüssigkeit. Alle Fixierungsmethoden gaben gute Resultate. Die Fixierung mit Sublimatgemischen eignete sich am besten, wenn es darauf ankam, die Gewebe schnell zu durchdringen; nach Fixierung mit Alkohol, der recht gute histologische Bilder ergab, schrumpfte das Gewebe merkwürdigerweise nur wenig. Zur Injektion der Blutcapillaren benutzte ich verdünnte Lösungen von Berlinerblau. Was die Färbung angeht, möchte ich hervorheben, daß die gleichen Methoden, welche bei *Hirudo medicinalis* nicht besonders gut, ja geradezu schlecht



färbten, sich bei *Clepsine seroculata* gut bewährten und manchmal über-  
raschende Bilder gaben. *Clepsine seroculata*, im Stück mit Boraxkarmin  
vorgefärbt, gab bei Nachfärbung auf dem Objektträger mit Säurefuchsin  
und Methylenblau tief dunkelblaue Kerne und rotes Protoplasma.

Eine Kombination von Boraxkarmin mit Bleu de Lyon gab ebenfalls  
für *Clepsine* sehr gute Bilder, während sie sich für *Hirudo* nicht gut  
eignete. Die von mir verwendeten zahlreichen Färbungsmethoden ergeben  
sich meist aus der Figurenerklärung, weshalb ich hier auf Einzelheiten  
nicht eingehe.

Nicht gelungen sind mir die APATHY'sche Vorvergoldung und die  
BIELSCHOWSKY'sche Versilberungsmethode (s. LEE u. MAYER). Die ver-  
schiedensten versuchten Macerationsmittel ergaben samt und sonders keine  
guten Resultate. Mit der Schnittdicke wechselte ich je nach Bedürfnis  
von 1—10  $\mu$ . Öfters mußte ich bei sehr dünnen Schnitten Kollodium-  
mastix benützen. Beim Einbetten machte ich die Erfahrung, daß Ter-  
pentinöl oder Cedernholzöl viel besser wirkt als Xylol oder Chloroform.  
Die Objekte werden nach Anwendung dieser Mittel nicht so spröde, und  
die Sezellen bleiben viel besser erhalten.

### III. Untersuchungen.

#### Epidermis.

##### Literaturübersicht.

Abgesehen von der Zeichnung, die LEYDIG (1864, tab. 1, fig. 6)  
gegeben hat, rührt die älteste und ausführlichste Beschreibung der Epi-  
dermis von *Hirudo medicinalis* von LANKESTER her (in seiner Arbeit von  
1880, 1). Allerdings hatte schon vor ihm LEYDIG versucht, die Epithel-  
verhältnisse klar zu legen, jedoch die Epidermis nicht richtig verstanden  
und die Blutcapillaren nicht in das Epithel verlegt, sondern darunter.  
LANKESTER (1880) stellte mit den wenigen Mitteln, über die er verfügte,  
eine ganze Reihe wichtiger und interessanter Tatsachen fest, so nament-  
lich, daß die Blutcapillaren zwischen die Epidermiszellen hineinragen, daß  
die über der Epidermis liegende Cuticula von den Drüsenausführgängen  
durchbohrt wird, die zu zweien oder zu dreien nahe beieinander liegen.

In den Epidermiszellen erkannte er bereits Differenzierungen im  
Plasma; die äußere Partie der Zelle zeigt Granulationen, ihre innere  
(„handles“) dagegen homogenes Protoplasma. Die Kerne konnte er nicht  
nachweisen; er vermutete bloß, daß die „handles“ gänzlich oder zum Teil  
vom Kern gebildet würden. Nach ihm bilden die Zellen unregelmäßige,  
nicht scharf abgegrenzte Gruppen.

In der Flächenansicht vermochte er polygonale Zellumrisse zu er-  
kennen und glaubte hier und da auch die Konturen der Kerne zu sehen.  
Den Körper mancher Epithelzellen zeichnet er von einem oder zwei  
Drüsenausführgängen durchbohrt.

BOURNE bemerkte (1884, p. 429): „the epidermic cells are always

columnar and but vary much in size and shape“; er zeichnet die Epithelzellen ohne Deckplatte.

Im Jahre 1896 untersuchte BLOCHMANN bei Gelegenheit seiner Studien über das Epithel der Cestoden und Trematoden auch das von *Hirudo medicinalis*. Er bemerkt, „daß eine eingehende Darstellung der Epithelverhältnisse sich nirgends findet“. Den größern histologischen Bau der Epidermis schilderte er ganz richtig. Er schreibt: „die einzelne Epithelzelle hat etwa die Gestalt eines Petschaftes. Dabei ist die Platte des Petschaftes nach außen gerichtet zu denken. Diese Platten sind, wie sonst die Köpfe der Epithelzellen, polygonal gestaltet und stoßen dicht zusammen“.

Die Zellgrenzen gibt er in seiner Zeichnung nicht an. Die so entstehende zusammenhängende dünne Protoplasmalage scheidet auf ihrer Außenseite die zarte Cuticula aus. Der den Kern enthaltende Abschnitt der Zelle, der Griff des Petschaftes, ist beutelartig ausgezogen und in das unterliegende Bindegewebe versenkt. Die Zwischenräume zwischen den Epidermiszellen sind von Bindegewebe erfüllt, in welchem die Blutcapillaren liegen. Auf den feinern Bau der Zellen geht BL. nicht näher ein.

In APATHY's Arbeit vom Jahre 1897 werden die äußersten Partien der Epithelzellen (Deckplatten), als „Subcuticula“ bezeichnet. Diese Subcuticula ist nach ihm 3—5  $\mu$  dick, nicht immer scharf von den darunterliegenden Epithelzellen abgetrennt, und „die parallelfaserigen distalen Enden der Epidermiszellen gehen in sie über“. Die sog. Subcuticula zeigt gelegentlich eine ganz regelmäßige radiäre Streifung, welche sie nicht bloß der erwähnten distalen longitudinalen „Auffaserung“ der Epithelzellen verdankt, da sie sich auch an zellenlosen Stellen der Haut vorfindet. 1905 veröffentlichte schließlich BLOCHMANN eine zweite Notiz über die Epidermis von *Hirudo*, die aber nichts wesentlich neues bringt.

### Eigene Untersuchungen.

Der ganze Körper von *Hirudo* ist von einer feinen Cuticula bedeckt, einem Ausscheidungsprodukt des Epidermiszellen.

LEYDIG (1849), LEUCKART (1863) und Andere konnten eine feinere Struktur der Cuticula der Hirudineen nicht erkennen; erst BÜTSCHLI (1892) wies ihre wabige Struktur nach. Neuerdings zeigte SUKATSCHOFF (1899), daß die Cuticula aus einer einzigen Lage von Waben besteht. Diese Struktur ist schwieriger zu beobachten an den Stellen, wo die Cuticula aus irgendwelchem Grunde dünner, das heißt wohl, gedehnt ist; vorhanden ist sie jedoch überall; auch ist es mir gelungen sie über den Sensillen (Hautsinnesorganen) zu beobachten. Manche Forscher, so APATHY, meinen, daß die Cuticula über den Sensillen überhaupt dünner sei; meiner Meinung nach läßt sich dies darauf zurückführen, daß sie an diesen Stellen stark gedehnt ist. In allen Körperregionen ist die Cuticula gleich dünn ( $\frac{3}{4}$ —1  $\mu$ ), und wie wir später genauer sehen werden, liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß sie über den Sinnesorganen dünner sein sollte.

Selbstverständlich müssen da, wo die die Cuticula ausscheidende Epidermisschicht nicht vorhanden ist, z. B. an den Drüsenausführungsgängen oder Sinneshaaren, kleine Öffnungen vorhanden sein, welche manchmal, wie wir beim Studium der Sinnesorgane noch sehen werden, verstopft und deshalb nicht sichtbar sein können.

Schon GRUBE (1850) hatte erkannt, daß die Cuticula der Hirudineen aus Chitin besteht, was SUKATSCHOFF (1899) bewiesen und REICHARD (1902) bestätigt hat.

Die Grenze zwischen der Cuticula und den Epidermiszellen ist sehr deutlich, nur über den Sensillen ist sie manchmal weniger scharf, wie schon APATHY (1897) bemerkte.

Von vornherein konnte man erwarten, daß die Struktur der Cuticula der Struktur der ausscheidenden Schicht des Epithels entsprechen müsse.

Wenn wir SUKATSCHOFF's fig. 19, tab. 24 (1899) ansehen, welche die Cuticula von oben gesehen zeigt, so bemerkt man die polygonalen Umgrenzungen der Epidermiszellen in der Cuticula deutlich durch dickere Wabenwände ausgeprägt. Obwohl dieses Bild vom *Gammarus*-Panzer genommen ist, bemerkt er, daß man an der Cuticula von *Hirudo* die gleichen Bilder beobachte, eine Behauptung, der ich, wie meine Fig. 5, Taf. 36 zeigt, nicht ganz beistimmen kann.

Die Epidermis besteht aus einer Schicht besonders umgebildeter, etwa petschaftförmiger Zellen, die man sich aus Cylinderzellen entstanden denken muß. Die Zellen sind 24—26  $\mu$  hoch und dringen mit ihrem inneren beutelförmigen Abschnitt in das darunterliegende Bindegewebe ein. Größe und Form der Zellen variieren an den verschiedenen Körperregionen sehr. Am Rücken sind sie gewöhnlich schlanker und länger als am Bauch, wo sie etwas plumper erscheinen. Auf der Grenze der Körperringel sind sie viel niedriger, und ihre äußere, an die Cuticula grenzende Ausbreitung, die wir Deckplatte nennen wollen, ist viel breiter. Sie erscheinen hier ungefähr so, wie es Fig. 16, Taf. 37, (e) zeigt, obwohl die hier gezeichneten Zellen von einer ganz andern Stelle stammen. Wahrscheinlich befördert diese besondere Gestalt der Epithelzellen die Bildung der Ringel.

Auch das Epithel an der Innenfläche der Saugnäpfe weicht beträchtlich ab; die Zellen sind hier hoch und stehen sehr dicht nebeneinander, so daß fast keine Deckplatten ausgebildet sind. An der Außenfläche der Saugnäpfe gleichen die Zellen ungefähr denen der Bauchfläche. Auf einem oberflächlichen Flächenschnitt läßt das Epithel nichts anderes erkennen als die regelmäßigen polygonalen Umgren-



zungen der Zellen (Deckplatten) (Taf. 36, Fig. 4, 5); wenn man jedoch die Tubus etwas tiefer senkt, so tritt, im Gegensatz zu LANKESTER'S Schilderung, schon eine Gruppierung der Epidermiszellen auf, die daher rührt, daß die Maschen der netzförmigen Blutcapillaren (*b*) je eine solche Gruppe einschließen (Taf. 36, Fig. 3, 7, 8).

Betrachten wir zuerst die Deckplatten der Zellen, welche direkt unter der Cuticula liegen (Taf. 36, Fig. 5, *dep*). Hier finden wir, daß die Zellen fast direkt aneinander stoßen. Entweder sind sie nur durch eine einfache Reihe von Waben verbunden oder durch zwei Reihen, welche, indem sie zusammenstoßen, eine Art fibrillenähnliche Bildung erzeugen (Taf. 36, Fig. 5 f), was namentlich durch das Querschnittsbild weiter bestätigt wird.

Diese Grenz fibrillen treten in der Flächenansicht auch bei Färbung mit Eisenhämatoxylin scharf hervor (Taf. 37, Fig. 19) und zeigen an den Eckpunkten schwache Verdickungen. Solche Bildungen sind in der Literatur über Vertebraten-Epithel unter den Namen „Kittlinien oder Schlußleisten“ bekannt.

Forscher wie M. HEIDENHAIN (1892), R. ZIMMERMANN (1899), TH. COHN (1897) und Andere (siehe Literaturangaben) beschäftigten sich speziell mit diesen Bildungen und haben manche Vermutungen ausgesprochen über ihre Bedeutung. Einige vermuteten, daß diese „Kittlinien“ zur Verbindung der Epithelzellen dienen, andere meinten, daß sie zum Verschuß der intracellulären Lymphkanäle nach außen dienen und nannten sie deshalb „Schlußleisten“. TH. COHN (1897), welcher diese Bildungen am genauesten untersucht, sagt: „Die Allgemeinheit ihres Vorkommens und die Konstanz ihrer morphologischen Erscheinung berechtigt zu dem Schlusse, daß diesen Gebilden eine wichtige Funktion zukommt, über die wir zurzeit nichts Genaueres wissen.“

Wenn wir Querschnitte durch das Epithel vergleichen (Taf. 36, Fig. 1, 3, 6; Taf. 37, Fig. 12 *gz, f*), so treten die Grenzen der benachbarten Zellen in den Deckplatten (*dep*) bei gewissen Färbungen so deutlich hervor, daß man sich wundert, weshalb so viele Forscher nichts davon bemerken oder von einer „Subcuticularschicht“ sprechen, die vom Epithel getrennt sein sollte.

Wir bemerken, daß die Deckplatten der Epithelzellen eng in ihrer äußersten Region zusammenstoßen. Polygonale Zellgrenzen treten in der Flächenansicht bei Färbung mit Eisenhämatoxylin scharf hervor (Taf. 37, Fig. 19) und zeigen an den Eckpunkten schwache Verdickungen.

Verfolgen wir diese äußerste Zellgrenze etwas tiefer in die Deck-



platte hinab, so sehen wir, wie sie etwas auseinander rücken, so daß ein feiner kanalartiger Raum entsteht, in dessen Querschnitt die erwähnte feine dunkle Fibrille hervortritt (Taf. 36, Fig. 12). Gleichzeitig färbt sich diese tiefere Partie der Zellgrenzen stets intensiver mit den verschiedensten Farben. Schon oben, bei der Betrachtung des Flächenbildes, sahen wir diese Grenzfibrille zuweilen jederseits begrenzt von einem Alveolarsaum, während ganz oberflächlich wahrscheinlich nur ein einfacher Alveolarsaum die Zellgrenze bildet. Wenn die Wände der benachbarten Deckplatten sich in deren tiefster Region wieder nähern, so entsteht aus dem Zwischenraum die schon erwähnte kanälchenartige Bildung, welche APATHY als Lymphcapillaren deuten will und auch BLOCHMANN an seinen Figuren (1896) durch Kreischen anzugeben versuchte, obwohl er nichts darüber sagt (tab. 2, fig. 12, 18, 20, 21, *gs*).

Die Wabenwände des einfachen oder doppelten Alveolarsaumes zwischen den Deckplatten dürfen wir wohl als sog. Intercellularbrücken entsprechend betrachten, welche das ganze Epithel zu einer zusammenhängenden Schicht machen. Analoge Bildungen sind auch im Invertebraten-Epithel bekannt. STANTSCHINSKY<sup>1)</sup> und KOLZOFF wollen diesen Fibrillen eine wesentliche Rolle bei der Bewegung der Lymphe in den Kanälchen zwischen den Epithelzellen zuschreiben.

Manchmal bemerkt man in der Flächenansicht, daß einzelne Deckplatten viel kleiner sind und von einer oder zwei, sogar drei Öffnungen durchbohrt werden: dies sind die Ausführungsgänge der einzelligen Hautdrüsen (Taf. 37, Fig. 13, 14, 15, *do*). Ich bemerke hier, daß LANKESTER manchmal eine Deckplatte ohne dazu gehörende innere Zellpartie (Handgriff) beobachtet haben will, wie er es in seiner fig. 6, tab. 26 abgebildet hat; es ist dies aber wohl kaum möglich und muß wohl auf einen Irrtum beruhen. Zweitens zeichnet er die Cuticula entweder vier mal dicker als die Deckplatten oder bezeichnet die Deckplatte samt der Cuticula als Cuticula. — Das Plasma der Deckplatten ist senkrecht zur Oberfläche fein streifig strukturiert, was daher rührt, daß das im tiefern Zellabschnitt unregelmäßig wabige Plasma hier eine regelmäßigere Anordnung zeigt. Die Waben werden schmaler und ordnen sich zu zweien bis dreien senkrecht übereinander, wobei ihre Seitenwände dicker sind. So entsteht der Eindruck der Streifung (Taf. 36, Fig. 1, 3, 6 *z*). — Das Plasma des zu jeder Deckplatte gehörigen Zellbeutels ist, wie gesagt, unregelmäßig (Taf. 36, Fig. 1, 3 *e*).

1) In: Z. wiss. Zool., Vol. 90, p. 141.

In dem beutelförmigen tiefen Teil der Zelle (sog. Handgriff) liegt der Kern, dessen netzförmiges Gerüst 1 oder 2 Nucleoli enthält. Zuweilen, jedoch selten, kommt ein Kern höher, beinahe in die Deckplatte zu liegen, wie Taf. 36, Fig. 6, (K), deutlich zeigt. Sehr selten trifft man Bilder, wie Fig. 2 (K), wo ein Kern ganz in die Deckplatte gerückt ist und zwei beutelförmigen Zellfortsätzen angehört. Daß diese Erscheinung mit einer Vermehrung der Epithelzelle zusammenhängt, ist wenig wahrscheinlich, um so mehr, als ich Kernteilungsfiguren in Epithelzellen äußerst selten beobachtete. Gewöhnlich sind die benachbarten Epithelzellen alle annähernd gleichgroß, weshalb auch ihre Kerne fast in einer Ebene liegen, wie Flächenschnitt Fig. 8 (K) deutlich zeigt. HOLMGREN's (1904) Trophospongien habe ich nirgendwo beobachten können.

Hier möchte ich einige Worte über das Darmwimperepithel von *Hirudo* einfügen, welches bisher gar nicht bekannt wurde. Bei andern Hirudineen haben schon LEYDIG (1849, *Piscicola*, *Clepsine* und *Nephelis*), BOURNE (1884, p. 493, *Aulastoma*), DORNER (1865), KEFERSTEIN (1863) und VOIGT (1886, *Branchiobdella varians*) Flimmerepithel im Darm gefunden. Bei *Hirudo* finde ich Flimmerepithel nur in den langen hintersten Darmtaschen. Ich muß jedoch hervorheben, daß ich es nur bei reifen Embryonen, welche dem Kokon entnommen waren, beobachtete. — Gewöhnlich bekleidet das Wimperepithel der Hirudineen nur eine gewisse Strecke des Darmes, weshalb ich es für unwahrscheinlich halte, wenn nach BOURNE das ganze Darmepithel von *Aulastoma* flimmern soll. Auf meinen Präparaten von *Aulastoma* konnte ich dies nicht finden.

### Blutcapillaren des Epidermis.

Wir fanden schon früher, daß die Blutcapillaren direkt unter den Deckplatten des Epithels liegen und Netze bilden, von welchen jede Masche eine Gruppe von Epithelzellen umfaßt. Zahlreiche Radiärgefäße treten aus der Tiefe des Körpers zur Oberfläche und breiten sich in das periphere Capillarwerk aus (Taf. 36, Fig. 1 *rk*).

Wie APATHY (1897) sich diese Verhältnisse vorstellt, wurde mir nicht völlig klar. Auf p. 648 bemerkt er: „Blutcapillaren trifft man in der Epidermis der Gnathobdelliden überall in großer Anzahl. Aus einem subepidermalen Gefäßplexus mit weitem Maschen von größern Gefäßen entspringen die Capillaren, welche das sehr entwickelte epidermale Capillarnetz zwischen den proximalen Enden der Epithelzellen bilden. Dieses Netz sendet in radialer Richtung

zahlreiche Capillaren weiter in die Epidermis, welche indessen selten bis zur Subcuticula gelangen; meist biegen sie schon früher um und gelangen nach Beschreibung eines bald weiten, bald engen Bogens zurück in das epidermale Netz.“

In der Flüssigkeit schwimmen die Blutkörperchen. Im frischen Zustande hatte diese schon BOURNE beobachtet. Er bildet sie als runde, protoplasmatische Körperchen ab, die einen unregelmäßig gelappten Kern enthalten. Nach der Konservierung ändern sie wie es scheint, ihre Gestalt wesentlich. An vielen Präparaten (Taf. 36, Fig. 1, 3, 4 *b*) beobachtete ich sie meist als halbmondförmige Zellen, entweder ziemlich lang gestreckt oder mehr rundlich, stets aber mit Neigung zu halbmondförmiger Gestalt. Manchmal waren sie in den zur Epidermis aufsteigenden Gefäßen in großen Mengen angehäuft. Irgendwelche andern körperlichen Gebilde konnte ich im Blut nicht beobachten.

Die Wand der Capillaren wird von einer sehr feinen Membran gebildet, in welcher sich hier und da deutliche, ganz flache Kerne erkennen lassen (Taf. 36, Fig. 3, 4, 6, 7 *k*).

Über die Entstehung der Blutcapillaren meinte LEYDIG (1857), „daß die verzweigten Zellen der Binde substanz sich unmittelbar in Capillaren der Blut- und Lymphgefäße fortzubilden vermögen (p. 27)“. Später fand LANKESTER (1880), daß sogar die Bindegewebsfasern zuweilen mit hämoglobinhaltiger Flüssigkeit erfüllt sein können und in die Capillaren übergehen (p. 309). Er behauptete sogar, daß die Kerne, welche den Bindegewebsfasern angehören, sich von deren Wand mit einem Teil des Protoplasmas loslösen und zu Blutkörperchen werden (p. 311). Das körnige Protoplasma der Wand selbst verschwinde. Er meint, daß die Bildung der Blutcapillaren bei Hirudineen das ganze Leben hindurch vor sich geht. Die Blutflüssigkeit erfülle die Capillaren bis dahin, wo das Lumen aufhört und die solide Bindegewebsfaser anfangt. Mit dieser Art der Blutcapillarenbildung steht im Einklang, daß LANKESTER in den Zellen, welche Blutcapillarwände aufbauen, keine Kerne fand. Er bemerkt dabei freilich, daß bei *Lumbricus terrestris* solche Kerne vorhanden sind.

Bei *Hirudo* sind diese Kerne sehr stark abgeplattet (Fig. 6, Taf. 36 *k*) und nur bei starker Vergrößerung zu sehen. Außen ist die Capillarwand von Binde substanz überzogen.

Die physiologische Bedeutung des oberflächlichen Blutcapillarnetzes in der Epidermis der Gnathobdelliden suchte schon LANKESTER in dem Atemprozeß, der hierdurch wesentlich erleichtert wird.

Ich möchte hier auf einige Tatsachen hinweisen, welche nach meiner Ansicht zur Umgestaltung der Gnathobdelliden-Epidermis beigetragen haben. Wenn wir die Epidermis von *Pontobdella*, *Clepsine*, *Branchellion* und *Piscicola* ansehen, so liegen die Hautcapillaren nicht zwischen den Epithelzellen, sondern unter ihnen. Ich glaube, daß entweder die meist geringe Größe dieser Würmer oder wie bei *Branchellion* die ganz besondere Art der Atmung durch Kiemenanhänge es bedingte, daß sich bei ihnen der ursprünglichere Bau der Epidermis erhielt. Die Epithelzellen stoßen in ihrer ganzen Höhe direkt aneinander. Die äußerste gestreifte Zone der Zellen ist schwach entwickelt, wie das schematische Bild Textfig. A zeigt. — Bei *Hirudo medicinalis* dagegen ist schon bei jungen Tieren die äußerste Zone (Deckplatte) beträchtlich breiter, und die Capillaren liegen schon im Epithel.

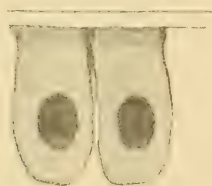


Fig. A.

Epithel von *Clepsine sexoculata*.

Fig. B.

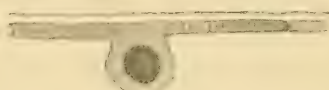
Epithel von *Hirudo medicinalis*.

Fig. C.

Kiemenepithel von *Branchellion torpedinis*.

Bei erwachsenen *Hirudo* sehen wir, daß die Deckplatte der Epithelzellen noch breiter wird und die Capillaren noch näher an die Oberfläche rücken, weil bei den großen Tieren der Gaswechsel viel bedeutender sein muß (Textfig. B). Bei *Branchellion* treffen wir auf eine Tatsache, welche keinen Zweifel läßt, daß unsere Schlüsse richtig sind. Diese ziemlich großen Egel atmen durch Kiemen, und das Epithel dieser Kiemen ist noch weiter in der eben angegebenen Richtung ungeändert. Die äußerste radiär gestreifte Zone jeder Epithelzelle ist ungemein dünn und zu einer sehr großen Deckplatte geworden, in deren Centrum ein kleiner Beutel von Protoplasma mit Kern hängt (Textfig. C). Es ist daher jedenfalls



ganz ungerechtfertigt, die äußerste Zone der Epithelzellen von deren übrigen Körper trennen zu wollen, wie es APATHY tut; wir sehen ja, daß diese Zone auf Kosten des innern Teils der Epithelzelle sich entwickelt.

Es fällt vielleicht auf, daß ich die indifferente Bezeichnung „Blutcapillaren“ anwende. Ich tue dies absichtlich, weil die Frage nach dem Blutgefäßsystem noch nicht genügend aufgeklärt ist. Ob diese Capillaren zum eigentlichen Blutgefäßsystem oder zum Lacunensystem gehören, scheint vorerst unsicher. Nach OKA's (1902) Untersuchungen soll bei den Gnathobdelliden das eigentliche Blutgefäßsystem völlig verschwunden sein. Wenn dies richtig ist, so müßten die Blutcapillaren zum Lacunensystem gehören.

### Einzellige Hautdrüsen.

#### Literaturübersicht.

Schon LEYDIG (1849) beobachtete, daß die Hautdrüsen bei *Clepsine* und *Nephelis* über den ganzen Körper verbreitet sind. Besonders merkwürdige Zustände fand er bei *Nephelis*, wo die Ausführungsgänge gewisser Drüsenzellen sehr lang sind. Die Mündung dieser Zellen findet sich in der Nähe der Mundöffnung, ihr Körper dagegen liegt hinter dem Gehirn. Später wurde dergleichen noch öfter beobachtet. — Bei *Piscicola* beobachtete LEYDIG nur an den Saugnapfen Drüsenzellen.

Die ersten Beobachtungen über die Drüsen von *Hirudo* finden sich bei LEUCKART (1863). Er unterschied zweierlei Drüsen: oberflächliche, welche Schleim absondern, und tiefere, welche Chitindrüsen seien und zum Aufbau des Kokons dienen. LANKESTER (1880) dagegen schreibt die Secretion der Kokons den Drüsen der „superficial series“ zu. Die oberflächlichen Drüsen des Schlundes nennt er Speicheldrüsen. — Gute Abbildungen dieser Hautdrüsen fehlen, weil die Figuren BOURNE's (1880) keine Vorstellung von ihrer Lage und ihrem Verhalten geben. 1884 unterschied letzterer Forscher sehr verschiedene einzellige Hautdrüsen bei verschiedenen Hirudineen, oberflächliche, welche Schleim absondern, und tiefere, in dem Muskelschlauch liegende, die eine „besondere“ Substanz bilden sollen. — Die Kerne der erstern sind stark an die Zellwand gedrückt und nur von einer sehr dünnen Protoplasmalage umgeben. Diese oberflächlichen Drüsen teilt er in Speichel-, Clitellar- und Prostomialdrüsen; die letzten unterscheiden sich von den Speicheldrüsen dadurch, daß sie sich mit Borazkarmin nicht färben (p. 433).

APATHY (1897) unterschied zunächst oberflächliche und tiefere; die letztern finden sich nur in gewissen Körperregionen. Die oberflächlichen sind beutelförmig, ohne scharf abgesetzten Ausführungsgang. Die tiefern dagegen zeigen „einen meist rundlichen Drüsenkörper und einen langen, vom Drüsenkörper deutlich abgesonderten Ausführungsgang“. Er unter-

schied verschiedene Formen der tiefern Drüsen am Clitellum, den Kieferrändern, in der Mundhöhle und auf der konvexen Fläche des Mundsaugnapfes bis zum Mundrand. Die letztern Drüsen, bemerkt er, sind diejenigen, welche WHITMAN als Prostomialdrüsen bezeichnet. Diese Art von Drüsen münden auch auf den Tastkegeln oder Sensillen (p. 649).

Ich konnte feststellen, daß beide Drüsenformen sich über die ganze Körperoberfläche in folgender Weise ausbreiten. Die oberflächlichen Drüsen, d. h. die, deren Körper direkt unter dem Epithel liegt, lassen keine Besonderheiten beobachten, sie sind, wie gesagt, gleichmäßig über die ganze Körperoberfläche zerstreut. — Im hintern Saugnapf finden sie sich nur an der Dorsalseite, aber spärlich, an der konkaven Ventralfläche beobachtete ich sie nicht.

Ihrer Form nach sind sie kolbenartig (Taf. 37. Fig. 13). Die Wand wird von einer feinen Membran gebildet, welcher eine geringe Menge von Protoplasma innen anliegt. Am Grund der Zelle häuft sich das Protoplasma stärker an und springt infolge der Ausscheidung mit feinen Franzen in das Innere der Zelle vor. An dieser Stelle liegt auch der Kern (*k*). — Der ganze Hohlraum der Zelle ist von Kügelchen oder von würfelförmigen Körperchen erfüllt. — Diese Drüsen färben sich mit Mucikarmin gar nicht, mit Eisenhämatoxylin schwarz, mit Saffranin — BLOCHMANN orange, mit Osmium-Holzessig dunkelbraun, mit Hämatein n. APATHY — Erythrosin rot, mit ammoniakalischem Karmin kirschrot.

Die zweite Drüsenform reicht tiefer, gewöhnlich bis in die tiefste Längsmuskelschicht hinab, seltener nur bis in die diagonale Muskellage oder noch etwas weniger tief. Obwohl sich auch diese Drüsen über die ganze Körperoberfläche verbreiten, lassen sie doch gewisse Eigentümlichkeiten der Verbreitung erkennen. In manchen Regionen nämlich, so an der Dorsal- und Ventralseite, sind sie besonders zahlreich entwickelt, was leicht den Eindruck hervorruft, als ob sie nur da vorhanden wären. Sorgfältige Untersuchung zeigt aber, daß dies nicht der Fall ist. — Besonders betonen möchte ich noch, daß sie im hintern Saugnapf besonders zahlreich entwickelt sind. — Die Protoplasma-lage im Grund der tiefliegenden Drüsen ist viel dünner und der Kern immer sehr stark abgeplattet.

Ihr Secret ist blasig oder feinkörnig. Mucikarmin färbt sie karminrot, Eisenhämatoxylin grau, Saffranin — BLOCHMANN blau, Osmium-Holzessig hell-grünlich-blau, Hämatein n. APATHY — Erythrosin gar nicht, ammoniakalisches Karmin — BLOCHMANN schwach blau.

Im hintern Saugnapf findet sich ferner noch eine Art tief-

reichender Drüsen, welche sich gegen Tinktionsmittel ganz anders verhält; mit Mucikarmin tingieren sie sich gar nicht, obwohl sie sich nach Struktur, Lage und Inhalt von den übrigen tiefen Drüsenzellen nicht unterscheiden.

Irgendwelche weitere Drüsen besonderer Art, etwa Clitellar-drüsen usw., habe ich nicht angetroffen; es ist aber wohl möglich, daß dieselben sich nur während der Kokonbildung entwickeln.

Was die Beziehungen beider Drüsenarten angeht, so ist es eigentümlich, daß sich fast immer neben einer Drüse der ersten Art eine solche der zweiten Art findet (Taf. 37, Fig. 13). Die Mündungen beider liegen deshalb sehr nahe nebeneinander; in der äußern Flächenansicht lassen sich sogar die Grenzen der beiden Drüsenzellen nicht nachweisen (Taf. 37, Fig. 14, 15). Manchmal kommt es vor, daß sogar drei Ausmündungen in einem Zellbezirk der Epidermisoberfläche liegen. Ob wir es hier mit einer sekundären Verwachsung der peripheren Enden der Drüsenzellen oder mit der Einwanderung des Ausmündungsganges einer zweiten Drüsenzelle in eine andere zu tun haben, läßt sich nicht feststellen. Man kann sich schwer vorstellen, wie es möglich ist, daß sich aus einer ursprünglichen Epithelzelle zwei Drüsen entwickeln können.

Daß die Drüsenzellen aus gewöhnlichen Epithelzellen hervorgehen, hat schon LEUCKART nachgewiesen; es ist ihm gelungen, zahlreiche Übergänge von Epithelzellen zu Drüsenzellen zu beobachten.

Aus der benachbarten Lage der Ausführgänge der Drüsenzellen beider Art folgt wohl, daß irgendeine gegenseitige Wirkung ihrer Secrete aufeinander vorhanden sein muß. Die tiefreichenden Drüsenzellen dürfen wir wegen ihrer Färbbarkeit mit Mucikarmin, im Gegensatz zu BOURNE und LEUCKART, als Schleimdrüsen bezeichnen. Die oberflächlichen scheiden dagegen ein anderes Secret aus.

## Bindegewebe.

### Literaturübersicht.

LEYDIG (1849) charakterisierte die „Bindesubstanz“ mit folgenden Worten: „es ist eine durchsichtige, homogene, halbfeste Masse. Man trifft sie in Form von Membranen oder anscheinend soliden Strängen mit einzelnen aufgelagerten Zellen oder auch unregelmäßig dicken Fäden, welche Formen wohl zum Teil Produkte der Präparation sind“. Es fehlt, nach ihm, hier ein Bindegewebe, welches im „geschwungenen, bogigen Verlauf“ fortgeht, wie dies schon REICHERT von wirbellosen Tieren ausgesagt habe.



LANKESTER (1880) erkannte im Bindegewebe zwei Bestandteile, von welchen der eine gallertartig („jelly-like“), der andere als „skeleto-trophic“ bezeichnet wird. Der letztere besteht aus stark verzweigten, anastomosierenden Fasern. Diese Fasern sind sehr stark pigmentiert und haben oft eine röhrenartige (hohle) Beschaffenheit. Sie können, wie schon oben erörtert wurde, mit Hämoglobinflüssigkeit gefüllt sein und sich in Blutcapillaren umbilden. — Die „pigmentierten Flecken“ in der Haut des Blutegels sieht LANKESTER als die erste Modifikation dieses „skeleto-trophischen“ Gewebes an, welches er als „vaso-fibrous tissue“ bezeichnet; die zweite Modifikation ist das sog. Botryoidalgewebe, von welchem später die Rede sein wird. — In der gallertartigen Grundsubstanz („jelly-like“ substance) findet er verzweigte Zellen, deren Ausläufer allmählich immer dünner werden und in feine Filamente übergehen, welche die Gallerte in allen Richtungen durchziehen. Diese Zellen besitzen in den verschiedenen Bindegewebspartien recht verschiedene Farbe und Größe. Die jungen sind feinkörniger als die ältern, deren Körnchen (Granulationen) „strohfarbig“ oder braun erscheinen. — Diese strohfarbigen, stark lichtbrechenden Körnchen haben sehr charakteristische Eigenschaften; sie sind im Gegensatz zu den Fettkörnchen, welchen sie ähneln, unlöslich in Äther. Zuweilen sind die Bindegewebszellen in die Länge gezogen, wodurch der Übergang von „ectoplastic-connective-jelly“ in „endoplastic-vaso-fibrous tissue“ entsteht. — LEUCKART (1894) und APATHY (1897) haben dieser Schilderung später einige Bemerkungen zugefügt, welche jedoch kaum Neues brachten.

Meine Untersuchung ergab, daß in der gallertartigen Grundsubstanz des Bindegewebes Fasern liegen, welche eine Art Skelet für alle eingeschlossenen Organe bilden. Diese Fasern sind gewöhnlich hohl; nur für die feinem läßt sich dies schwer feststellen. Auf manchen Präparaten waren die kreisrunden Querschnitte dieser Röhrenfasern so außerordentlich klar, daß über ihre Hohlheit kein Zweifel sein kann. Im lebenden Zustand müssen wir uns daher diese hohlen Fasern wohl mit Flüssigkeit oder Gallerte erfüllt denken.

Die Fasern verzweigen sich häufig und bilden, indem sie an Drüsenzellen, Sinneszellen und andere Organe herantreten, scheidenartige Umhüllungen derselben (Taf. 37, Fig. 9 *ds*, siehe meine spätere Arbeit über Sinnesorgane *b. sch*, *g. b. sch*). Sie steigen nur selten bis zu den Deckplatten der Epidermis auf. Zwischen den Epidermiszellen ist vielmehr nur Grundsubstanz vorhanden (Taf. 36, Fig. 3, 4, 7 *bs*). In der Höhe der Epidermiskerne nimmt die Grundsubstanz schon einen feinstreifigen Charakter an (Taf. 36, Fig. 8 *gbs*); noch etwas tiefer treten die Fasern scharf hervor, wie Fig. 9 (*bf*) deutlich zeigt.



Daß diese sog. Bindegewebsfasern Ausläufer von Bindegewebszellen sind oder aus solchen entstehen, darin stimme ich LANKESTER bei.

Die feinen strohfarbigen Körnchen, welche LANKESTER in den Fasern beobachtete, habe ich nicht gesehen.

Ich bemerkte schon, daß die Fasern, wenn sie miteinander verschmelzen, die Scheiden (Taf. 37, Fig. 9 *ds*) für verschiedene Organe bilden; vielleicht könnte man sich das so vorstellen, daß eine Bindegewebszelle selbst eine Art Scheide um die umhüllten Organe bildet, von welcher dann die eigentlichen Fasern entsprangen; es ist mir nämlich gelungen, solche kontinuierliche Scheiden, in welcher ein deutlicher Kern liegt, an den Sinneszellen nachzuweisen (siehe meine Arbeit über die Sinnesorgane). Manchmal scheint es, daß eine Faser von einer Scheide entspringt und bis zu einer andern zieht (Taf. 37, Fig. 9 *bf*), um in ihr zu verschwinden.

Zwischen diesen Fasern liegen die Muskelfasern, die Blutgefäße und die Pigmentzellen, zu deren Besprechung wir uns jetzt wenden wollen.

## Pigmentzellen.

### Literaturübersicht.

LEYDIG (1849, p. 106) gibt an: „Das Hautpigment des medicinischen Blutegels läßt auch nur teilweise einen Zellencharakter erkennen, in welchem Falle es dann verästelte Zellen sind, so zum Beispiel in der Fußscheibe (hinterer Saugnapf) und im Kopf. Die Zellen, welche unter dem strukturellen Oberhäutchen liegen, sind sehr zierlich von Pigmentstreifen umgeben. Tiefer liegen unregelmäßige Pigmenthaufen, die nur hier und da den Anschein darbieten, als ob sie in Zellen lägen“.

Über die Entwicklung der Pigmentzellen hat LEYDIG bei *Piscicola* und *Clepsine* beobachtet, daß in durchsichtigen Zellen eine Anhäufung von Pigmentkörnern um ein oder zwei Kerne stattfindet. Diese Ansammlung verstärkt sich mehr und mehr. Die Membran, welche nach ihm jedes einzelne Pigment-„Molekül“ umgibt, sieht man zuerst nicht, sie ist später beim erwachsenen Tier aus halbfester Grundmasse gebildet.

LANKESTER meint, daß die braunen Bindegewebsfasern, welche unter das Epithel gelangen, zu „Pigmentflecken“ umgestaltet werden. — JOSEPH untersuchte (1883) das Pigment von *Hirudo* und fand, daß das Körperinnere von einem dichten Netzwerk dunkelgrüner, verschieden dicker und veränderlicher Pigmentschläuche durchsetzt wird, deren Gestalt von der Kontraktion des Körpers abhängt. Sie durchsetzen alle Lagen der Bindegewebszüge, dringen in die der Muskelschichten und in die bindegewebigen Scheiden, welche die Nervenfasern umgeben, ein. Direkt unter der Haut wird dieses Netz viel verwickelter. Hier kommen noch andersgeformte

knäuelartige Pigmentschläuche hinzu. Hauptsächlich treten wurstförmige, kolbige und blindendende Schläuche auf. Diese „Pigmentreservoirs“ sind sehr charakteristisch für *Hirudo*. Sie sind mit dunkelgrünen, braunen, selten mit hellbraunen Körnchen gefüllt, im Gegensatz zu den feinen Röhrenchen, welche nur von grüner Flüssigkeit gefüllt sind.

Besonders interessant ist, daß die Pigmentbildung nur dann eintritt, wenn die Tiere Vertebratenblut gesogen haben. Zuerst treten die Schläuche auf, erst später die Knäuel. — Er beobachtete ferner, daß die Pigmentschläuche junger Tiere außen eine zarte, strukturlose, glashelle Grenzmembran besitzen, worauf eine mittlere Schicht kontraktiler Längs- und Querfasern und schließlich eine innerste, aus einer einfachen Schicht platter Zellen bestehende Ankleidung folgt. Die Kerne letzterer Zellen erscheinen rundlich mit deutlichem Nebenkern. In den Schläuchen älterer Tiere ist diese innerste Schicht nicht mehr nachweisbar. In den Wänden der Pigmentknäuel scheint sie überhaupt nicht vorhanden zu sein.

Die letzten Mitteilungen über das Pigment verdanken wir GRAF (1895, 1899), der zu ganz merkwürdigen Resultaten gelangte. Er sagt: „Exkretophoren sind Endothelzellen der Leibeshöhle und werden, nachdem sie sich von der Cölonwandung losgelöst haben, zu Wanderzellen. Sie wandern vermittlems amöboider Bewegung in dem Körper des Tieres herum und beladen sich mit kleinen Körnchen, welche von den Blutgefäßen ausgeschieden werden und exkretorischer Natur sind.“ Ein Teil der Exkretophoren wandert bis in die Wimpertrichter und wird hier nach dem Zerfall nach außen ausgestoßen; andere dagegen gehen durch die Muskulatur in die Epidermis und bleiben dort nach einigen Umänderungen als Pigment zurück. Diese Umänderung besteht im folgenden: Der Inhalt der Zelle zerfällt in eine helle Vacuole und das eigentliche Pigment. Die helle Vacuole verschwindet später, das Pigment aber lagert sich als abgestorbener Teil der Zelle ab. — Er meint, je größer Stoffwechsel, desto mehr Pigment. Die Karminkörnchen, mit welchen die Tiere gefüttert worden waren, fand er auch als Pigment abgelagert. Über die ganze Pigmentzeichnung von *Hirudo* sagt er, daß sie in letzter Instanz eine Reizauslösung von Elementen des Tieres gegenüber dem Sauerstoff der Luft ist, welche sich auf gegebenen Bahnen, den Bahnen geringsten Widerstandes, vollzieht. — Dieser Widerstand ist gewöhnlich die Muskulatur.

Ich selbst kann dem Bemerkten wenig hinzufügen. Ich konnte drei Sorten von Pigment unterscheiden: schwarzes, dunkelbraunes und orangefarbenes. Manchmal kommen zwei verschiedene Sorten in einer und derselben Zelle nebeneinander vor, gewöhnlich finden sie sich aber in verschiedenen Zellen. Stets findet sich, nach meinen Erfahrungen, das Pigment in Zellen eingelagert, welche in der Grundsubstanz des Bindegewebes liegen.

Diese Pigmentzellen sind sehr stark verästelt und entsenden ihre Ausläufer auf große Entfernungen. Gelegentlich anastomosieren die

Ausläufer zweier nebeneinanderliegenden Zellen, auf welche Weise Pigmentnetze entstehen.

Die Zellen enthalten einen bis mehrere Kerne, was ich sehr oft beobachten konnte, und sind meist sehr stark mit Pigmentkörnchen beladen.

Die Epidermiszellbeutel werden an manchen Stellen vom Pigment dicht umspinnen, was die Figg. 6, 7 (*p*), Taf. 36 deutlich zeigen. Die Ausläufer der Pigmentzellen erstrecken sich bis in die engsten Räume zwischen den Epidermiszellen hinein (Taf. 36, Fig. 3, 4, 8 *p*). Nach außen reichen sie bis zur Deckschicht; in diesem Punkte kann ich also LEUCKART nicht beipflichten, welcher behauptet, daß das Pigment bis zur Cuticula reiche.

In den tiefern Schichten der Haut liegt das Pigment zwischen den Fasern des Bindegewebes. Die Ausläufer der Pigmentzellen werden manchmal so dünn, daß sie sogar bei den stärksten Vergrößerungen nur eben sichtbar sind (Taf. 37, Fig. 9 *p*).

An jeder Zelle konnte ich eine feine Membran unterscheiden, besonders dann, wenn die Zelle nicht zu stark mit Pigment beladen war.

Sogenannte „Pigmentschläuche“, Ausläufer der Pigmentzellen, und die Bindegewebsfasern lassen sich scharf unterscheiden und sind nicht zu verwechseln. Bindegewebsfasern, die, wie LANKESTER meinte, mit Pigment beladen wären, habe ich nie gesehen.

### Botryoidalgewebe.

Ich erwähnte schon früher, daß LANKESTER dieses Gewebe als eine zweite Modifikation des „skeleto-trophic tissue“ unterschied. Früher hatte es BRANDT (1862) als Leber bezeichnet, LEUCKART als Drüsen- und LEYDIG als Fettgewebe.

1897 wies KOWALEWSKY nach, daß dieses Gewebe bei *Clepsine* phagocytär funktioniere. Im Extrakt des Gewebes konnte SPIESS (1905) Bilirubin und Urobilin nachweisen.

Bei den Injektionen, welche ich in das Seitengefäß vornahm, wurde auch das Botryoidalgewebe injiziert, wodurch dessen Zusammenhang mit den Blutcapillaren sichergestellt scheint. Schon LANKESTER hat solche Injektionen ausgeführt und kam zu demselben Resultat. Dies genügte ihm, die oben (S. 462) erwähnten Schlüsse über den Ursprung dieses Gewebes zu ziehen.

Was die Natur der Körnchen im Botryoidalgewebe angeht, so



bemerkte LANKESTER, daß sie zwar den Pigmentkörnchen ähnlich aussehen, aber kein eigentliches Pigment seien.

### Muskulatur.

Über die Muskulatur der Hirudineen wurde schon viel geschrieben, ohne daß jedoch Vollständigkeit erreicht wäre. Als Beweis mag die Tatsache gelten, daß es mir gelungen ist, einige neue Systeme von Muskeln zu finden, welche von nicht unwesentlicher Bedeutung sind.

1849 bemerkte LEYDIG: „Unmittelbar unter der Haut liegt bei *Piscicola*, *Clepsine*, *Sanguisuga* und andern eine Schicht sich schiefkreuzender Muskeln, welche man als Hautmuskeln ansprechen kann.“ Unter diesen kommen Längsmuskeln zum Vorschein, welche kontinuierlich von dem Kopf zur Fußscheibe (hinterer Saugnapf) verlaufen, ohne an der Gliederung des Körpers in Ringe beteiligt zu sein. Diese Muskeln gehen im hinteren Saugnapf in die zirkulären über, obwohl es außerdem noch andere zirkuläre gibt, die andern Ursprungs sind. Im Saugnapf finden sich auch dorsoventrale Muskeln. Über die Struktur der Muskelfasern bemerkt er, daß die Längs- und Querstreifung ein Resultat der Faltenbildung der strukturlosen Hülle der Muskelzylinder sei. Die Kerne sind bläschenförmig. Der Inhalt der Muskelzylinder ist „vollkommen hell“ ohne Punktmasse.

LEUCKART (1863) unterschied folgende Muskelsysteme bei *Hirudo*: Ringmuskeln, Diagonal-, Längs- und dorsoventrale Muskeln. Außerdem bemerkt er: „An manchen Stellen stößt man zwischen den Ringmuskelschichten auf einzelne Längsfasern, die jedoch nirgends eine beträchtliche Entwicklung haben.“ Jede Muskelzelle ist nach ihm mit körniger Masse erfüllt, in welcher ein Kern liegt.

Spätere Untersuchungen fügten dem wenig Neues hinzu.

SHORE (1882) beobachtet, daß die lebenden Muskelzellen nicht längsgestreift sind, VOIGT (1886), daß sich unter der äußersten Ringmuskellage eine „kleine Längsmuskelschicht“ (zwischen den einzelnen Ringen) finde.

Über die Art der Befestigung der dorsoventralen Muskeln an der Haut widersprechen sich die Meinungen. Nach APATHY (1897) sollen sie (neben den Sensillen) „unter Auffaserung in dünnere kontraktile Primitivfibrillen in die Subcuticula eindringen“. — Nach LIVANOW (1906) „dringen die zarten Muskelfäserchen (bei *Acanthobdella peledina*) zwischen die Epithelzellen bis zur Cuticula durch, wo sie endlich verschwinden, indem sie sich offenbar an die letztere festheften“; auch PEREZ (1906, *Branchellion*) und SCRIBAN (1907, *Glossosiphonia bioculata*) behaupten, daß die dorsoventralen Muskeln sich an der Cuticula befestigen. SCRIBAN meint sogar, daß die Muskeln nichts anderes seien als modifizierte Epidermiszellen.

Ich muß hervorheben, daß SCRIBAN noch eine andere Befestigungsart bei *Glossosiphonia complanata* beobachtete, wobei sich der Muskel, unter Auf-



faserung in Muskelfibrillen, in die äußere Schicht der Epithelzellen eindrängte.

Im Folgenden werde ich noch der Anschauungen gedenken, die andere Forscher über die Muskelbefestigung bei verschiedenen wirbellosen Tieren äußerten.

### Eigene Untersuchungen.

Direkt unter der Epidermis liegt eine Lage feiner Ringmuskelsbündel (Taf. 37, Figg. 10, 11 *rm*). Jedes Bündel besteht aus 2—4 Muskelfasern. Etwas tiefer folgt eine Lage von Längsmuskelfasern (Taf. 37, Figg. 10, 11 *lr*<sup>1</sup>); diese Längsfasern verlaufen aber bloß zwischen je 2 aufeinanderfolgenden Körperringeln und bedingen zusammen mit weitem Fasern die Körperringelung.

Unter dieser Lage trifft man zwei Lagen von Ringmuskeln, die jedoch auf der Grenze der Ringel unterbrochen sind, weshalb ich sie „Ringmuskeln der Ringel“ nennen will (Taf. 37, Fig. 10, 11 *rr*<sup>1</sup>, *rr*<sup>2</sup>).

Zwischen diesen beiden Lagen sind noch zwei Lagen von Längsfasern der Ringel vorhanden (*lr*<sup>2</sup>, *lr*<sup>3</sup>). Die Fasern der untern Schicht gehen nur ausnahmsweise bis in den benachbarten Ringel.

Nun kommt die Diagonalmuskellage (*dm*), welche, wie die äußerste Ringmuskellage (*rm*), kontinuierlich durch den ganzen Körper zieht, weshalb diese beiden Schichten auf die Ringelung keinen Einfluß haben. Diese Diagonalmuskellage besteht aus zwei Schichten von Fasern, die sich rechtwinklig kreuzen, und zwar so, daß die Fasern der beiden Schichten sich in der dorsalen und ventralen Mittellinie überkreuzen, woher es kommt, daß die Schicht, welche an der rechten Körperseite die äußere ist, an der linken Seite zur innern wird und umgekehrt. A. SCHNEIDER (1885) hat Entsprechendes schon in der Diagonalmuskelschicht der Trematoden beobachtet. Welchen Vorteil diese Vorrichtung hat, vermag ich nicht zu erkennen.

Ich habe versucht, diese Muskelschichten zu photographieren (siehe Arbeit über die Sinnesorgane, Taf. 16, Fig. 31). In der Mitte sieht man die Längsmuskulatur (*lm*), rechts und links davon kommt die Diagonalmuskulatur (*dm*); ganz am Rande bemerkt man Ringmuskelfasern (*rm*).

Die feinen Blutgefäße ordnen sich den Muskelfasern entsprechend an. Die Pigmentzellen bilden in dieser Lage ein sehr deutliches Netz.

Die tiefe Hauptlängsmuskellage (*lm*) wird durch die dorsoventralen

Muskeln in einzelne Partien zerlegt, welche, wie LIVANOW meint, von wichtiger morphologischer Bedeutung sind. — Die dorso-ventralen Muskeln befestigen sich in sehr merkwürdiger Weise. Es schien mir von vornherein, daß die Befestigung der Muskeln an der Cuticula sehr unwahrscheinlich ist, weil dann die Muskeltätigkeit von der Cuticula sehr abhängig wäre und sich doch vielleicht kein anderes Tier so oft häutet wie *Hirudo*. Außerdem halte ich die Cuticula für wenig geeignet zur Muskelbefestigung, weil sie so dünn ist.

Über die Befestigung der Muskelfasern an der Haut wirbelloser Tiere gehen die Meinungen überhaupt weit auseinander. Einerseits wird die Ansicht vertreten (so von FRENZEL, IDE, NICOLAS, HOLMGREN<sup>1)</sup> und Andern), daß sich die Muskelfasern der Arthropoden direkt am Chitinpanzer befestigen können, obwohl HOLMGREN (1902) auch abweichende Bilder beobachtet hat. Er fand nämlich, daß die Muskelfibrillen bei Insecten in die Epidermiszelle eintauchen, sie in ihrer ganzen Länge durchsetzen, um sich endlich mit ihrem chitinisierten Teil an das Chitin festzusetzen.

Andere, wie LABBÉ, MAGIARSKI<sup>2)</sup>, LIST, LEYDIG, DUBOSQ<sup>3)</sup>, meinen dagegen, daß sich die Muskelfasern an den Epidermiszellen befestigen, während NOWIKOFF (1905) beides zugibt.

Nach den Bildern, welche ich selbst bei *Hirudo* und *Clepsine* beobachtete, muß ich mich der letztern Meinung anschließen. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß ein Gewebe, welches so spezialisiert ist wie das Muskelgewebe, gewöhnlich andere Funktionen, besonders die der Ausscheidung, verliert, weshalb ich meine, daß, wenn tatsächlich solche Bilder, wie sie PEREZ (1906, 1, 2) für *Branchellion* und Andere angeben, vorkommen, es vielleicht möglich erscheint, sie anders zu deuten. Die äußerste Zone, welche PEREZ (1906) an den Muskelzellen von *Branchellion* beschreibt, könnte ja auch ein Teil einer Epidermiszelle sein.

Ich konnte feststellen, daß die Deckplatte der Epidermiszellen nach innen entweder ein Höckerchen aussendet, in welches das Ende eines Muskelfaserzweiges übergeht (Taf. 37, Fig. 12 *mh*, *mf*), oder daß das Muskelende, welches sich in feinere Endzweige auflöst, direkt, ohne jedes Höckerchen, in die Deckplatten übergeht (Taf. 36, Fig. 1 *m. e*). Irgendwelche Grenzen, zwischen den Ausläufern der Muskel-

---

1) Siehe Genauerer in der Arbeit HOLMGREN's von 1902.

2) Siehe Genauerer in der Arbeit NOWIKOFF's von 1905.

3) Siehe Genauerer in der Arbeit HOLMGREN's von 1902.

zellen und den Epidermiszellen, welche uns diese beiden Gebilde auseinanderhalten ließen, sind nicht bemerkbar.

Zu Erläuterung von Fig. 1 möchte ich zufügen, daß nicht etwa der Endzweig einer Muskelfaser eine eigne äußerste Deckplatte besitzt, vielmehr gehört die Deckplatte, in welche der Zweig übergeht, einer Epithelzelle an, deren Hauptteil außerhalb der Schnittebene liegt und darum nicht sichtbar ist. Fig. 12 (Taf. 37) zeigt dies sehr klar, da hier die Epidermiszelle völlig zu sehen ist.

Ich besaß bereits solche Bilder, als ich noch weitere Beweise für diese Befestigungsart fand, zu deren Beschreibung ich jetzt übergehe.

Bei reifen Embryonen fand ich im Epithel sehr merkwürdige einzellige Gebilde, welche manchmal ganz einfach, manchmal komplizierter erschienen. Mein erster Gedanke war, daß es sich hier um sog. „BAYER'sche Sinnesorgane“ bei *Hirudo* handle (Taf. 38. Fig. 30 *kz*). Die nähere Untersuchung ergab jedoch, daß es sich um Anlagen von Muskelzellen handelt, von welcher sich verschiedene Arten von Muskelfasern ableiten. — Diese Muskelanlagen liegen zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen, sind kleiner und plumper als diese und haben einen Kern, welcher bedeutend kleiner ist als der der Epidermiszellen. — Manchmal sind sie den Epidermiszellen sehr ähnlich, wie z. B. auf Taf. 38, Fig. 29 *kz*. Sehr oft sieht man, wie sich solche Zellen mit feinern Ausläufern an der sie überlagernden Deckschicht der Epidermis befestigen (Taf. 37, Fig. 20 *fkz*). Da bei *Hirudo* die Epidermiszellenbeutel ziemlich weit auseinander stehen, so ist es diesen Zellen möglich, sich ganz frei auszubreiten.

Wenn wir solche Zellen von der Fläche betrachten, so erscheinen sie sternartig, wie Taf. 37, Fig. 19 *kz* zeigt. Der rundliche Zellkörper sendet Ausläufer zu 2, 4 oder mehr benachbarten Epidermiszellen, welche sich an deren Deckplatten ansetzen, resp. in sie übergehen. — Der deutliche Kern ist fast immer mit einem Nucleolus versehen. Die Zelle liegt auf oder später unter der Grenze zweier Epithelzellen, deren schwarztingierte Grenzlinie dann über sie hinwegzieht. Was die Entstehung dieser Muskelanlagen betrifft, so weise ich auf Bilder, wie Taf. 37, Fig. 18 *kz* hin, welche anscheinend deutlich zeigen, daß diese Zellen aus der Teilung von Epidermiszellen hervorgehen; mehr vermag ich jedoch nicht zu sagen. Durch Querteilung einer solchen Muskelanlage-Zelle entstehen komplizierte Gebilde. Die beiden aus einer solchen Teilung hervorgegangenen Zellen



liegen übereinander (Taf. 37, Fig. 16); weil jedoch ihre Ausläufer sich wie früher verhalten, so zeigt die Flächenansicht scheinbar eine sternförmige Zelle mit zwei Kernen. An solchen Zellen sind jedoch die Ausläufer schon besser entwickelt.

Wenn wir annehmen, daß dieser Vermehrungsprozeß der Anlagezellen weiter und weiter fortschreitet, unter gleichzeitiger Vermehrung der benachbarten Epidermiszellen, so resultiert ein muskulöses Organ das nicht nur in die Tiefe, sondern auch in die Breite wächst. Fig. 17, Taf. 37 zeigt uns solch ein vierzelliges Organ; die 4 Zellen haben sich voneinander abgetrennt; da sie in der Tiefe größer werden, so umgreift jede tiefere die darüberliegende mit ihren Ausläufern. Bei fortschreitender Entwicklung entstehen so Organe, die aus einer großen Zahl von Muskelzellen bestehen (Taf. 37, Fig. 21).

Durch die Vermehrung der Anlagezelle entsteht so ein ganzes System ähnlicher übereinander gelagerter Zellen, deren fibrilläre kontraktile Ausläufer sich vielfach kreuzend übereinander hinziehen.

Von der Innenseite betrachtet erscheint ein ausgebildetes derartiges Organ etwa so, wie es Fig. 22, Taf. 38 zeigt. In dieser Form finden wir die Organe auch bei den erwachsenen Egel. Alle einzelligen Anlagestadien sind nun verschwunden; wenigstens konnte ich niemals welche finden.

Über jedem solchen Muskelkomplex hebt sich bei der Kontraktion die Haut warzenartig empor, was ja eine direkte Wirkung der besonderen Anordnung der Muskelgruppe sein muß.

Derartige Hautwarzenorgane finden sich bei jungen Tieren massenhaft; bei erwachsenen sind sie dagegen bedeutend spärlicher. Diese Muskelgruppen und Hautwarzen sind sowohl auf dem Rücken als auf der Bauchseite vorhanden, an jedem Ringel in verschiedener Zahl. Betrachten wir aber solche Gruppen, die an den Seiten junger Tiere liegen, dann scheint es, daß, wenn sie sich weiter entwickeln, aus ihnen dorsoventrale Muskelfasern entstehen müssen. Tatsächlich es ist mir nun gelungen, an sehr vielen Präparaten reifer Embryonen von *Hirudo* alle Übergänge zwischen solchen Hautwarzen der Seitenregion und der Dorsoventralmuskeln zu verfolgen.

Nach LEUCKART (1899, p. 577) gehen die dorsoventralen Muskeln in die Radiärfasern der Saugnäpfe über. Wenn unsere Annahme richtig ist, so müssen wir also solche Bilder auch im Saugnapf zu sehen bekommen. Dies ist auch in der Tat so; ich verweise auf DES ARTS's (1909) fig. 12 tab. 22, die einen Saugnapf von *Pontobdella* darstellt. Diese Figur zeigt, wie die radiären Muskel-



fasern des Saugnapfes allmählich von einer ringförmigen, peripheren Zone des Saugnapfes immer weiter in den Napf hineinwachsen. Wenn eine solche Muskelanlage ihre Ausläufer nicht sternartig aussendet, sondern nur nach vorn und hinten, so müssen Muskelfasern entstehen, welche den Längsmuskeln der einzelnen Ringel entsprechen. Letztere Muskelzellen sehen fast ebenso aus wie diejenigen, welche DES ARTS als dorso ventrale Muskelfasern bei *Piscicola* abbildet (tab. 22, fig. 15b, Druckfehler statt 15a). Darum bestreite ich DES ARTS' Annahme, daß die Muskeln des Hautmuskelschlauches gar keine Beziehung zu der Ringelung des Hirudineenkörpers hätten. Er meint, wie früher schon LEUCKART, LANG und BOURNE, daß die dorso-ventralen Muskeln die größte Bedeutung für die Entstehung der Ringelung haben.

Ich stimme dagegen LIVANOW (1906) bei, welcher bemerkt, daß „in diesem Verhalten der dorsoventralen und schrägen Muskeln *Acanthobdella* eine Übergangsform zwischen den Oligochäten darstellt, wo diese Muskeln hauptsächlich in den Dissepimenten selbst eingelagert sind, und zwischen den übrigen Hirudineen, bei welchen sie durch das ganze innere Mesenchym des Körpers zerstreut sind (p. 430)“.

Wenn man die Entwicklung der dorso-ventralen Muskeln berücksichtigt, so scheint es klar, daß sie gar keine Beziehung zur Ringelung haben können.

Die Hautwarzenmuskulatur wurde durch APATHY (1888) für *Clepsine* und durch DES ARTS (1909) für *Branchellion* bekannt, über ihre Entstehung aber wußte man bis jetzt nichts.

Ich will versuchen, auch bei *Clepsine sexoculata* ihre Entstehung zu demonstrieren. Zwischen den Epidermiszellen von *Clepsine sexoculata* liegen ebenfalls die Anlagen von Muskelzellen zerstreut, ähnlich wie wir es bei jugendlichen *Hirudo* fanden. Wenn wir die auf Fig. 24, 31 (*kz*) abgebildete Zelle betrachten, so finden wir, daß sie ihre Ausläufer nicht nur zur Deckschicht des Epithels sendet, sondern auch nach der der nebenliegenden, ja sogar noch weiter entfernt liegenden Epidermiszellen. Zwischen der Zelle (*kz*) und der Cuticula findet sich manchmal eine feine Deckschicht (*dep*), welche die benachbarten Epithelzellen miteinander verbindet. Auch noch nach dieser Deckschicht des Epithels senden die Anlagezellen ihre Ausläufer. Die Cuticula wird an dieser Stelle wahrscheinlich von dieser Deckschicht, nicht von der Anlagezelle ausgeschieden; die Fig. 31 sowie auch 25 u. 27 lassen dies wenigstens

leicht möglich erscheinen; mit voller Sicherheit konnte ich es freilich nicht feststellen.

Die Verhältnisse liegen also hier ganz ähnlich wie bei dem *Hirudo*-Embryo. Daß es sich bei *Clepsine* um Muskelzellen handelt, darüber kann gar kein Zweifel sein. Auf Fig. 31 sieht man, daß die Epithelzellen, an welchen die Ausläufer der Muskelzelle sich befestigen, sehr deformiert sein können; sie werden in der Richtung der Muskelzelle ausgezogen.

Wenn wir eine solche Zelle von oben betrachten, dann erscheint sie, wie es Fig. 28, Taf. 38 darstellt. Ihre Ausläufer erstrecken sich weit zwischen die danebenliegenden Epidermiszellen und können sie sogar ganz umschließen.

Eine solche von den Ausläufern der Muskelzelle gänzlich eingeschlossene Epithelzelle stellt die Fig. 27 *e* dar. Es ist klar, daß unter dem fortwährenden Druck, welchen diese Anlagemuskelzelle auf die Epithelzelle ausübt, letztere eine kolbenartige Gestalt annehmen muß. Der Kern liegt im tiefsten Teile des Kolbens. Wenn die Muskelzelle sich kontrahiert, dann drückt sie die eingeschlossene Zelle höckerartig hervor.

Wenn eine eingeschlossene Epithelzelle fehlt und die Anlagemuskelzelle sich kontrahiert, so entsteht ebenfalls ein solches Höckerchen, aber er wird dann durch die Muskelzelle allein gebildet.

Direkt unter der Cuticula enthält diese Muskelzelle einen eigentümlichen, vacuolenartigen Hohlraum, der auf den Figg. 24, 25, 26 (*v*) deutlich zu erkennen ist. Dieser Raum färbt sich schwach mit Kernfarben; sehr häufig findet man bei Sublimatkonservierung Niederschläge der bekannten Sublimatkügelchen in diesem Hohlraum. Im Gegensatz zu den zahlreichen Stadien in der Entwicklung der Hautwarzen und ihrer Muskulatur, die man bei jungen *Hirudo* antrifft, konnte ich bei *Clepsine* nur drei verschiedene Formen finden. Die erste Form besteht nur aus einer Zelle, die zweite aus zwei, und schließlich kommt noch in den Hautwarzen eine höchstentwickelte von sternartiger Gestalt vor, die aus mehreren Zellen sich zusammensetzt. Das zweizellige Stadium stellen die beiden Schnitte Fig. 25 u. 26 dar, die zu einem und demselben Organ gehören und direkt aufeinander folgen. Auf Fig. 25 ist der Kern (*k*) der äußern Zelle getroffen; nach außen von ihm liegt der obenbeschriebene Hohlraum (*v*). --- In Fig. 26 sieht man in der äußern Zelle nur noch die Vacuole (*v*); der sichtbare Kern (*k*) dagegen gehört zur innern Zelle. Diese Bilder entsprechen der Fig. 16, Taf. 37 eines solchen Organs

von *Hirudo*. Derartige Organe liegen mit Vorliebe an der Bauchseite von *Clepsine*.

Auf der Rückenseite haben sie eine andere Gestalt angenommen, lassen aber ihren Ursprung noch deutlich erkennen und sind nichts anderes als die „BAYER'schen Sinnesorgane“; ihnen müssen wir jetzt unsere Aufmerksamkeit zuwenden. Wenn wir einen Schnitt durch ein solches Organ betrachten (Taf. 38, Fig. 23), so erkennen wir daran Folgendes: Zwischen 2 gewöhnlichen Epithelzellen liegt eine Anlagemuskelzelle (*kz*). Sie sendet ihre Ausläufer, wie schon früher geschildert wurde, zu den benachbarten Epidermiszellen. Ihr Kern ist entweder rund bis kolbig, wobei der Hals des Kolbens gewöhnlich nach innen gerichtet ist. Über dem Kern bemerkt man auch hier die schon erwähnte Vacuole (*v*), von der ich schon sprach, die den Kern mehr oder weniger umgibt. Infolge der Kontraktion der Muskelzellen ragt diese Vacuole nach außen vor; die darüberliegende Cuticula wird dünner und zeigt manchmal eine radiäre Streifung, wie sie auf Taf. 38, Fig. 23 dargestellt ist; ich habe Ähnliches auch an den Hautwarzen von *Hirudo* beobachtet. Vergleichen wir jetzt dieses Bild mit denen, welche BAYER und W. MAYER von diesen „Sinnesorganen“ gaben. Beide haben 2 Zellen, eine äußere und eine innere, unterschieden; die obere Zelle deutet BAYER als Sinneszelle, MAYER als kegelförmige „sog. Sinneszelle“, von welcher nach beiden Beobachtern Sinneshärchen ausgehen, die die Cuticula durchsetzen. MAYER beschreibt eine zarte Bindegewebsmembran, welche die äußere Zelle von der innern trennt. Die innere Zelle halten beide für eine Muskelzelle und lassen sämtliche Muskelfortsätze, die man bemerkt, von ihr entspringen.

Die Hauptdifferenz meiner Auffassung von der der genannten Beobachter liegt nun darin, daß nach meiner Ansicht die muskulösen Fortsätze immer zu der obern Zelle gehören, die stets eine Muskelzelle ist. Freilich kann nach meiner Ansicht auch an der Bauchseite von *Clepsine* die untere Zelle zuweilen zu einer Muskelzelle werden, wenn sie sich von der obern abgetrennt hat (Fig. 25, 26), d. h. wenn wir es mit einem zweizelligen Hautwarzenorgan zu tun haben. In den andern Fällen scheint mir die innere Zelle eine gewöhnliche Epidermiszelle (Fig. 23, 24 *e*) zu sein, die nach innen unter die Muskelzelle verschoben wurde. Ob man ihr etwa die Bedeutung einer Sinneszelle zuschreiben will, wenn man an der Auffassung der Organe, als Sinnesorgane festhält, lasse ich dahingestellt. — Einen Nervenzutritt zu der äußern



„Sinneszelle“ haben übrigens BAYER und MAYER nicht feststellen können.

Über die Befestigung der dorsoventralen Muskelfasern von *Clepsine* möchte ich bei dieser Gelegenheit noch einiges bemerken. Das Ergebnis meiner Untersuchungen war, daß sie sich ganz ebenso an die Epidermiszellen befestigen, wie es oben für *Hirudo medicinalis* beschrieben wurde. Kleine Modifikationen liegen vor, die mit dem Bau der Epidermiszellen zusammenhängen; entweder umspinnst nämlich die Muskelfaser mit ihren Verzweigungen die Epidermiszelle nur von einer Seite oder völlig; wenn wir an die Befestigung der Ausläufer der Anlagemuskelzellen an die Epidermiszellen denken, so machen uns solche Bilder keine Schwierigkeiten. Auch hier sieht man häufig wie die Enden der Verzweigungen der Dorsoventralmuskeln in die Deckplatten der Epithelzellen übergehen (entsprechend Fig. 1 *me* für *Hirudo*).

Wie wir früher fanden, bilden die erwähnten Muskelgruppen jugendlicher Hautwarzen bei *Hirudo medicinalis* nicht nur den Ausgangspunkt für die Muskulatur der Hautwarzen der Erwachsenen, sondern auch für die dorsoventralen Muskeln und wahrscheinlich ebenso für die Längsmuskel der Ringel, welche die Körperringelung verursachen. — Bei *Clepsine*, wo die entsprechenden Organe auf einer wenig entwickelten Stufe stehen bleiben, haben sie, wie schon BAYER hervorhebt, jedenfalls eine Beziehung zu der Längsschnittsform der Ringel. Bei *Helobdella bioculata* hat der Ringellängsschnitt die Form eines Dreiecks, weil nur eine Reihe von Organen in der Äquatoriallinie jedes Ringels stehen, bei *Glossosiphonia heteroclita* die Gestalt eines Fünfecks, bei *Glossosiphonia (Clepsine) sexoculata* dagegen eines Zwölfecks, weil bei der erstern 3, bei der letztern 10 Querreihen BAYER'scher Organe auf jedem Ringel stehen.

Am Schluß dieser Untersuchungen sei es mir gestattet, meinem hochgeschätzten Lehrer Herrn Prof. O. BÜTSCHLI, auf dessen Anregung diese Arbeit entstand, für seine ständige Teilnahme und Unterstützung verbindlichst zu danken.

Heidelberg, Juli 1909.



## Literaturverzeichnis.

Die mit \* versehenen Arbeiten konnte ich nicht erhalten.

1888. APATHY, ST., Analyse der äusseren Körperform der Hirudineen, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, Vol. 8.
1888. —, Süsswasser-Hirudineen, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Syst.
- 1893—1894. —, Über die Musculatur von *Ascaris* nebst Bemerkungen über die von *Lumbricus* und *Hirudo*, in: Z. wiss. Mikrosk., Vol. 10.
1897. —, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 12.
1904. ARNESEN, E., Über den feineren Bau der Blutgefäße der Rhynchobdelliden mit besonderer Berücksichtigung der Rückengefäße und der Klappen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 38.
1909. DES ARTS, LOUIS, Über die Musculatur der Hirudineen, *ibid.*, Vol. 44.
1898. BAYER, E., Hypodermis und neue Hautsinnesorgane der Rhynchobdelliden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64.
1899. —, Über einige Elemente der Körperbedeckung bei den Rüssel-egeln, in: Zool. Anz., Vol. 22.
1901. BEER, TH., Über primitive Sehorgane, in: Wien. klin. Wochenschr., Jg. 1901, No. 11, 12, 13.
1896. BERTELLI, D., Ricerche anatomiche sulle glandule perifarinee e sulle glandule labiali della *Hirudo med.*, in: Monit. Zool. Ital., Ann. 7.
1896. BLANCHARD, R., Hirudinées. Viaggio del Dot. A. BORELLI, in: Bull. Mus. Zool. Anat. comp. Univ. Torino, Vol. 11.

1896. BLOCHMANN, F., Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden, Hamburg.
1905. —, Epithel und Bindegewebe bei Hirudo, in: Anat. Anz., Vol. 26.
1901. BOLSIUS, H., Hypodermic impregnation of *Haementeria costata*. Abstr. in: Journ. microsc. Soc. London, P. 4.
1880. BOURNE, A., On the structure of the nephridia of the medic. Leech., in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 20.
1884. —, Contribution to the anatomy of the Hirudinea, *ibid.* (N. S.), Vol. 24.
1884. —, Anatomy of the Hirudinea, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 35.
1862. BRANDT und RATZBURG, Medicinische Zoologie.
1903. BRAUS, H., Sekretkanälchen und Deckleisten, in: Anat. Anz., Vol. 22.
1894. BÜRGER, O., Über die Exkretionsorgane, das Coelom und die Blutgefäße der Hirudineen, in: Zool. Ctrbl., Jg. 1.
1892. BÜTSCHLI, O., Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig.
1897. COHN, TH., Über epitheliale Schlussleisten an embryonalen und ausgebildeten Geweben, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), Vol. 31.
1865. DORNER, Über die Gattung *Branchiobdella* ODIER, in: Z. wiss. Zool., Vol. 15.
- \*1889. GIGLIO-TOS, Studio istologico sull' integumento dell' *Aulastomum gulo* MOQ.-TAND., in: Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Univ. Torino, Vol. 4.
1894. GRAF, A., Funnels and terminal vesicles of Hirudinea, in: Trans. New York Acad. Sc., Vol. 13.
1895. —, Über den Ursprung des Pigments und der Zeichnung bei den Hirudineen, in: Zool. Anz., Jg. 18.
1899. —, Hirudineenstudien, in: Nova Acta Acad. Leop. Carol., Vol. 72.
1862. GRATIOLET, P., Recherches sur l'organisation du système vasculaire de la sangsue medicinale, in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 17.
1850. GRUBE, A. E., Die Familien der Annelida, in: Arch. Naturg., Jg. 16.
1892. HEIDENHAIN, M., Über Kern und Protoplasma, in: Festschr. KÖLLIKER, Leipzig.
1906. HENNEGUY, F., Des modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes, in: CR. Acad. Assoc. Anat. (Réunion de Bordeaux).

1889. HEYMANS, J., Über Nervenendigungen in der glatten Musculatur beim Blutegel, in: Anat. Anz., Vol. 3 und in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth.
1902. HOLMGREN, N., Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebsarten bei Insekten, in: Anat. Anz., Vol. 20.
1904. —, Zur Kenntniss der cylindrischen Epithelzellen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 65.
1883. JOSEPH, G., Über die dunkelgrünen Pigmentnetze im Körper des Blutegels, in: Zool. Anz., Jg. 6.
1863. KEFERSTEIN, W., Anatomische Bemerkungen über *Branchiobdella parasita* (BRAUN) ODIER, in: Arch. Anat. Physiol.
1896. KOWALEWSKY, A., Étude sur l'anatomie de l'*Acanthobdella Esmontii* de O. GRIMM, in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Vol. 5.
1896. —, *Acanthobdella peledina*, *ibid.*, Vol. 5.
1897. —, Physiologic experiment with *Clepsine*, in: Mem. Acad. Sc. St. Pétersbourg.
1899. —, Imprégnation hypodermique chez l'*Haementeria costata* MÜLLER, in: Zool. Ctrbl., Jg. 8.
1881. LANG, A., Les relations des Platyelmes, in: Arch. Biol., Vol. 2.
1882. —, Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Coelenteraten und Hirudineen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 3.
1880. LANKESTER, E. R., On the intra-epithelial capillaries in the integument of the medicinal Leech, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 20.
1880. —, On the connective and vasifactive tissue of the medicinal Leech, *ibid.* (N. S.), Vol. 20.
1849. LEYDIG, F., Zur Anatomie von *Piscicola geometrica* usw., in: Z. wiss. Zool., Vol. 1.
1857. —, Lehrbuch der Histologie.
1864. —, Vom Bau des thierischen Körpers, Tübingen.
1885. —, Zelle und Gewebe, Bonn.
1899. —, Die „neu entdeckten“ Sinnesorgane der Rüsselegel, in: Zool. Anz., Vol. 22.
1863. LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen, Leipzig.
1894. —, Die Parasiten des Menschen, 2. Aufl.
1903. LIVANOV, Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen, in: Zool. Jahrb., Vol. 19, Anat.
1904. —, Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen, *ibid.*, Vol. 20.
1906. —, *Acanthobdella peledina*, *ibid.*, Vol. 22.

1901. MACLAREN, N., On the blood-vascul. system of *Malacobdella grossa*, in: Zool. Anz., Vol. 24.
1846. MOQUIN-TANDON, Monographie de la famille de Hirudinées, Paris.
1906. MAYER, W., Beiträge zur Kenntniss der Hautsinnesorgane bei Rhynchobdelliden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81.
1905. NOWIKOFF, M., Untersuchungen über den Bau der *Limnadia lenticularis*, *ibid.*, Vol. 78.
1894. OKA, H., Beiträge zur Anatomie der Clepsine, *ibid.*, Vol. 58.
1902. —, Über das Blutgefäßsystem der Hirudineen, in: Annot. zool. Japon., Vol. 4. Ref. in: Zool. Ctrbl., Jg. 9.
1904. PEREZ, CH. et E. GENDRE, Sur les fibres musculaires du Branchellion, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 57.
1905. —, Procédé de coloration de la névroglie chez les Ichthyobdelles, in: Proc. Verb. Soc. Sc. Bordeaux 1904—1905.
1906. PEREZ, CH., Différenciations tendineuses épithéliales chez le Branchellion, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 61.
1906. —, Notes histologiques sur le Branchellion de la Torpille, in: Soc. sc. Stat. biol. Arcachon, année 9.
1902. REICHARD, A., Über Cuticular- und Gerüstsubstanzen bei wirbellosen Tieren, Inaug.-Diss. Heidelberg.
1884. SAINT-LOOP, R., Sur la fonction pigmentaire des Hirudinées, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 98.
1903. SCHMIDT, F., Die Muskulatur von *Branchiobdella parasita*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 75.
1866. SCHNEIDER, A., Monographie der Nematoden, Berlin.
1885. —, Neue Beiträge zur Kenntniss der Plathelminthen, in: Zool. Beitr., Vol. 1.
1906. SCHUBOTZ, H., Bemerkungen über Intercellularstrukturen und die Cuticula der Amphibienlarven, in: Zool. Inst. Berlin.
1907. SCHULTZE, O., Die Aussencuticula der Amphibienlarven, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 69.
1907. SCRIBAN, Notes histologiques sur les Hirudinées, in: Arch. Zool. expérim. (4), Vol. 7.
1882. SHORE, T., On the structure of the muscular tissue of the Leech, in: Nature, Vol. 26.
1883. —, Note on the structure of the muscular tissue of the Leech, in: Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc. 52. meeting.
1905. SPIESS, C., La question du foi chez la sangsue medicinale. Recherches des sels et des pigments biliaries, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 59.
1905. —, Sur la présence de pigments biliaries chez la sangsue medic., in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 141.



1905. SPIESS, C., La question du foi chez la sangsue medicinale. Recherche experiment. sur l'excretion, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 58.
1908. STANTSCHINSKY, W., Über den Bau der Rückenaugen und die Histologie der Rückenregion der Oncidien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 90.
1899. SUKATSCHOFF, B., Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern, *ibid.*, Vol. 66.
1886. VOIGT, W., Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von *Branchellion varians*, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 8.
1899. ZIMMERMANN, K. W., Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 52.

### Erklärung der Abbildungen.

---

Alle Figuren, für die nichts Besonderes bemerkt ist, beziehen sich auf  
*Hirudo medicinalis*.

- b* Blutcapillare
- bf* Bindegewebsfaser
- bk* Blutkörperchen
- bs* Bindesubstanz
- cu* Cuticula
- d* einzellige Hautdrüse
- dep* Deckplatte, d. h. äußerster Teil der Epidermiszellen
- dm* Diagonalmuskelschicht (äußere und innere Lage)
- do* Drüsenöffnung
- ds* Bindegewebsscheide der Drüsenzellen
- dv* Dorsoventralmuskeln
- e* Epithelzelle
- f* Fibrille auf der Grenze der Deckplatten der Epithelzellen
- fkz* Fortsätze der Anlagemuskelschicht der Hautwarzen
- gbs* gestreifte Bindesubstanz
- gt* Ausführungsgang der tiefen Hautdrüsenzellen
- gz* Grenze der Epidermiszellen
- H* Hautwarze
- h* Hautwarzenmuskel
- k* Kern
- km* Kern der Muskelzellen
- kz* Anlagemuskelschicht der Hautwarzen
- lm* Längsmuskelschicht
- lr* Längsmuskel der Körperringel (1., 2., 3. System)
- me* Muskelausläufer
- mf* Muskelfasern
- mh* Höckerchen der Deckplatte an der Befestigungsstelle der Muskelfaser

- ms* Muskulatur der Sensille  
*mz* Muskelzelle  
*od* oberflächliche Hautdrüsenzelle  
*p* Pigmentzelle  
*rr<sup>1</sup>* u. *rr<sup>2</sup>* Ringmuskeln der Körperringel  
*rk* radiäre Blutcapillare  
*rm* oberflächlichste Ringmuskulatur der Körperwand  
*se* Sensille  
*v* Vacuole oder Hohlraum

Alle Figuren wurden mit dem ABBE'schen Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches entworfen.

## Tafel 36.

Fig. 1. Längsschnitt durch die dorsale Epidermis von *Hirudo medicinalis* (erwachsen). Nach 2 Präparaten kombiniert. Befestigung der Hautwarzenmuskulatur (*mc. h*) an der Epidermis; deren Zellgrenzen (*gz*) recht deutlich. Eine aufsteigende Blutcapillare (*rk*) mit Blutkörperchen (*bk*), sowie Durchschnitte durch das Capillarnetz (*b*) der Epidermis (*c*). Quergeschnittene Bündel der Ringmuskelschicht (*rm*). Pigmentzellen (*p*). Die wabige Struktur der Epidermiszellen (*e*) sowie die streifige von deren Deckplatten (*dep*). (Injektion mit Berliner Blau, Subl.-Alk., Boraxkarmin, Methylgrün, Bismarckbraun. 2 mm, Komp.-Ok. 6. Strukturen mit Ok. 8, 12 eingez.) 750 : 1.

Fig. 2. Eine Epidermiszelle (*e*) mit ansehnlichem, in der Deckplatte gelegenen Kern (*k*) und mit zwei innern Fortsätzen („Handgriffen“). Die Grenzen der Epithelzellen (*gz*) sind sehr deutlich; auf einer derselben eine Grenzfibrille (*f*) sichtbar. (Subl.-Alk., Boraxk., Säurefuchsin, Methylenblau.) 750 : 1.

Fig. 3. Flächenschnitt der Epidermis in der Höhe des Blutcapillarnetzes. Die Gruppenbildung der Zellen und des zwischen ihnen liegenden Pigments (*p*) ist deutlich sichtbar. Ferner Drüsengänge (*d*) und Muskelfortsätze (*me*). (Subl.-Alk., Boraxk., Osm.-Holzessig.) 750 : 1.

Fig. 4. Flächenschnitt der Rückenepidermis. Zellgrenzen (*gz*). Das Netz der Blutcapillaren (*b*) unter den Deckplatten der Epidermiszellen. 2 Drüsenöffnungen (*do*). (Alkohol 95°, Boraxk., Osm.-Holzessig.) 750 : 1.

Fig. 5. Flächenschnitt durch die Deckplatten einiger benachbarter Epidermiszellen. Die wabige Struktur der Deckplatten sehr deutlich, ebenso die Zellgrenzen (*gz*), welche zum Teil aus einer Wabenlage, zum Teil aus 2 (Alveolarsäume) mit Grenzfibrille (*f*) gebildet erscheinen. (PERENY, Boraxk., BLOCHMANN. 2 mm, Ok. 18.) 2250 : 1.

Fig. 6. Längsschnitt wie Fig. 1. Zeigt hauptsächlich die gelegentliche Lage der Kerne in der Deckplatte der Epidermiszellen. Verästelte Pigmentzellen (*p*) mit Kernen. *do* Ausmündung einer Hautdrüsenzelle. (2 mm, Ok. 6.) 750 : 1.

Fig. 7. Flächenschnitt durch die Epidermis zur Veranschaulichung des Pigmentnetzes ( $\rho$ ).  $K$  Kern in der Capillarwand. (Alk. 95°, Safranin, BLOCHMANN.) 750 : 1.

Fig. 8. Flächenschnitt durch die Epidermis (erwachsen) in der Kern-region der Zellen. Muskelfortsätze ( $m. c$ ), Pigment ( $\rho$ ), Drüsen ( $d$ ), ein aufsteigendes Blutgefäß ( $rk$ ) und gestreifte Binde-substanz ( $g. b. s$ ). (Alk. 95°, Boraxk., Osm.-Holzessig.) 750 : 1.

### Tafel 37.

Fig. 9. Flächenschnitt durch die Körperwand direkt unter der Epidermis. Man bemerkt verschieden gefärbte einzellige Drüsen ( $od$  und  $gt$ ); ferner die dicht unter der Epidermis verlaufenden Ringmuskelfasern ( $rm$ ), Pigmentzellen ( $\rho$ ) mit ihren feinen Ausläufern und Kernen; Schnitte durch aufsteigende Blutgefäße ( $rk$ ), die dorsoventrale Muskel ( $dv$ ); sich kreuzende und zu Scheiden der Drüsenzellen zusammentretende Bindegewebsfasern ( $bf$ ). Die Bindegewebsfasern sind mit Binde-substanz Grundsubstanz ( $bs$ ) eingebettet. (Subl.-Alk., Osm.-Holzessig, BLOCHMANN.) 2 mm, Ok. 6. 750 : 1. Für die Einzelheiten wurde Ok. 12 und 18 verwendet.

Fig. 10 u. 11. Schematisierter Querschnitt (Fig. 10) und desgleichen Längsschnitt (Fig. 11) durch die dorsale Körperwand (erwachsen). Zur Demonstration der Anordnung der Muskulatur und der Verteilung der Hautwarzen ( $h$ ) sowie der Sensillen ( $se$ ). Siehe S. 467. 25 : 1. (Fig. 10. Subl.-Essigsäure, MALLORY. Fig. 11. Subl.-Alk., Boraxk., Eosin.)

Fig. 12. Längsschnitt. Befestigung des Ausläufers eines dorso-ventralen Muskels an der Deckplatte einer Epidermiszelle. In der Lücke der rechten Grenze der Epidermiszelle liegt der Durchschnitt einer Grenzfibrille ( $f$ ). Der feine Ausläufer ( $mf$ ) des Muskelfaserästchens ( $dv$ ) geht in den von der Deckplatte vorspringenden Höcker ( $mh$ ) über. (Subl.-Alk., Boraxk., Säurefuchsin, Methylenblau.) 1500 : 1.

Fig. 13. Querschnitt durch die Haut eines jungen Tieres. Man sieht 2 nebeneinander ausmündende Drüsen; von der rechten tiefern Hautdrüse nur der Ausführungsgang ( $gt$ ). Der Körper der oberflächlichen Drüse ( $od$ ) ist kolbenartig und von Körnchen erfüllt. (Alk. 95°, Eisenhämät.) 750 : 1.

Fig. 14, 15. Flächenschnitt durch einige Epidermiszellen in der Höhe der Drüsenausführungsöffnungen. Die Epidermiszellen mit 2 (Fig. 14) oder 3 (Fig. 15) Drüsenöffnungen. Obwohl die feinere Struktur des Protoplasmas dieser Zellen sichtbar ist, läßt sich eine Begrenzung der einzelnen Drüsen nicht bemerken. (Subl.-Alk., Boraxk., Eisenhämät., Osm.-Holzessig.) 2 mm, Ok. 12. 1500 : 1.

Fig. 16. Querschnitt der ventralen Epidermis eines jungen *Hirudo* mit schon zweigeteilter Anlagemuskelzelle ( $kx$ ). Die beiden Kerne der Anlagemuskelzelle liegen in ganz hell gefärbtem Protoplasma. Die Grenzen der Deckplatten stark tingiert. (Alk. 95°, Eisenhämät., BLOCHMANN.) 750 : 1.

Fig. 17. Querschnitt der Epidermis (Hautwarze) von der Seite eines jungen *Hirudo* mit aus 4 Zellen bestehender Hautwarzenmuskulatur ( $h$ ).



Die den Deckplatten anliegende Muskelzelle ist die Anlagezelle ( $kz$ ), von welcher sich die andern Muskelzellen abgeteilt haben. Die Ausläufer ( $fkz$ ), mit welchen die Zellen sich an die Deckplatten befestigen, sind deutlich zu sehen; so hat die 2. Zelle z. B. deren 4. Ringellängsmuskulatur ( $h'$ ). (Alk. 95°, Eisenhäm., BLOCHMANN.) 750 : 1.

Fig. 18. Gruppe von Epidermiszellen von der Ventralseite eines jungen *Hirudo*, welche vielleicht einige Anhaltspunkte über das Entstehen der Anlagemuskelzellen ( $kz$ ) gibt. 2 Epithelzellen ( $e$ ) mit großen Kernen ( $k$ ), dazwischen 2 kleinere Zellen ( $kz$ ) mit kleinern Kernen. (Alk. 95°, Eisenhäm., BLOCHMANN.) 750 : 1.

Fig. 19. Flächenschnitt durch die Epidermis eines jungen Tieres. Dieses Bild würde dem Querschnitt Fig. 20 entsprechen. Die Grenzen der Epidermiszellen (Deckplatten) schwarz, mit hellem Saum auf beiden Seiten. In der Mitte jedes Polygons entspringt der eigentliche Körper („Handgriff“) der Epidermiszelle. Auf der Grenze von 2 Zellen liegt eine sternartige Anlagemuskelzelle ( $kz$ ) mit ihren Ausläufern ( $fkz$ ), welche sie zu den Deckplatten sendet. (Alk. 95°, Eisenhäm., BLOCHMANN.) 2 mm, Ok. 6. 750 : 1.

Fig. 20. Querschnitt der dorsalen Epidermis eines jungen *Hirudo*. Zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen ( $e$ ) liegt eine Anlagemuskelzelle ( $kz$ ) mit Ausläufern ( $fkz$ ), welche in die Deckplatten der anstoßenden Epidermiszellen übergehen. Ihr Kern ist bedeutend kleiner als der der Epidermiszellen. Auf den Grenzen der Epidermiszellen sind die Grenzfibrillen ( $f$ ) deutlich. (Alk. 95°, Eisenhäm., BLOCHMANN.) 750 : 1.

Fig. 21. Querschnitt durch die Haut eines jungen *Hirudo*. Ein sehr weit entwickeltes Organ an der Seite des Körpers. Eine Ringmuskelfaser ( $rm$ ) durchzieht das Organ. Man erkennt, wie durch die Befestigung der Muskelfaserausläufer ( $fkz$ ) die äußerste Schicht der Epidermis wellig gekrümmt wird. In der Mitte sieht man, wie die Ausläufer der Anlagemuskelzelle, welche nach unten ausgezogen sind, sich kreuzen und eine Art Treppe bilden. (Alk. 95°, Eisenhäm., BLOCHMANN.) 750 : 1.

### Tafel 38.

Fig. 22. Flächenschnitt durch die Muskulatur einer Hautwarze eines erwachsenen Tieres. Im Innern des Systems kann man 4 Muskelkerne ( $k$ ) erkennen. Außerdem bemerkt man 2 Durchschnitte durch dorsoventrale Muskeln ( $dv$ ). (Alk. 95°, Safranin, BLOCHMANN.) Obj. 7a, Ok. 3 LEITZ. 450 : 1.

Fig. 23. Ein „BAYER'sches“ Organ vom Rücken der *Clepsine sexoculata*. Zwischen den Epithelzellen liegt eine Anlagemuskelzelle ( $kz$ ) mit Kern und Vacuole ( $v$ ). Die Ausläufer ( $fkz$ ) befestigen sich an daneben liegenden Epithelzellen ( $e$ ). Cuticula ( $cu$ ) durch die Ausdehnung dünner geworden. (Subl.-Alk., Boraxk., Säurefuchsin, Methylenblau.) 1500 : 1.

Fig. 24. Längsschnitt. *Clepsine sexoculata*. Zwischen 2 Epithelzellen ( $e$ ) der Ventralseite liegt eine Anlagemuskelzelle ( $kz$ ). Die Deck-

platten der benachbarten Epidermiszellen bilden eine dünne Lage (*dep*) über der Anlagemuskelzelle, deren Ausläufer (*fkx*) sich an diese äußere Lage sowie an den Seiten der Epithelzellen befestigen. Unter der Anlagemuskelzelle sieht man den tiefsten Teil einer Epithelzelle. (Subl.-Alk., Boraxk., Säurefuchsin, Methylenblau.) 2 mm, Ok. 18. 2250 : 1.

Fig. 25 u. 26. 2 aufeinanderfolgende Längsschnitte der Ventralseite von *Clepsine sexoculata*. Aus 2 Zellen zusammengesetzte Hautwarzenmuskulatur. Über dem Kern der äußern Muskelzelle (*k*, Fig. 25) liegt die Vacuole (*v*), welche auch zum Teil diesen Kern umschließt. Die Muskelfortsätze befestigen sich am Epithel. Der innern Zelle (Fig. 26 *k*) liegt der Kern von innen an. (Subl.-Alk., Boraxk., Säurefuchsin, Methylenblau.) 750 : 1.

Fig. 27. Längsschnitt durch die dorsale Haut von *Clepsine sexoculata*. In die Anlagemuskelzelle (*kx*) ist eine Epithelzelle (*e*) eingeschlossen und hat dadurch eine kolbenartige Gestalt angenommen. (Subl.-Alk., Boraxk., BLOCHMANN.) 750 : 1.

Fig. 28. Eine Anlagemuskelzelle von *Clepsine sexoculata*, von innen gesehen. Sie sendet ihre Ausläufer (*fkx*) seitlich und umschließt zuweilen einzelne Epithelzellen (*e*). (Subl.-Alk., Boraxk., Säurefuchsin, Methylenblau.) 750 : 1.

Fig. 29. Vgl. Fig. 15. Eine Gruppe von Epidermiszellen eines jungen *Hirudo*, welche eventuell auf den Ursprung der Anlagemuskelzellen sich bezieht. (Alk. 95°, Eisenhämat., BLOCHMANN.) 750 : 1.

Fig. 30. Ein „BAYER'sches“ Organ von *Hirudo*. Junges Tier. Zwischen gewöhnlichen Epidermiszellen (*e*) liegen 2 Muskelzellen (*kx*). (Alk. 95°, Eisenhämat., BLOCHMANN.) 750 : 1.

Fig. 31. Längsschnitt. *Clepsine sexoculata*. Zwischen den Epithelzellen der Rückenseite liegt eine Anlagemuskelzelle (*kx*), welche sich mit ihren Ausläufern an den Epithelzellen befestigt, wodurch deren Gestalt beeinflußt wird. (Subl.-Alk., Boraxk., Säurefuchsin-Methylenblau.) 1500 : 1.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Amöbenstudien.

Von

**Dr. Alexander Schepotieff,**

Privatdozent in St. Petersburg.

Mit Tafel 39.

---

Ende März 1909 fand ich in leeren Austernschalen im Lago di Fusaro bei Neapel eine beträchtliche Menge von großen Amöben, die sich bei genauerer Betrachtung alle als vielkernig erwiesen (Fig. 1 u. 2). Das Wasser des Lago di Fusaro hat fast denselben Salzgehalt wie das Meerwasser<sup>1)</sup>, so daß alle gesammelten Amöben sich in den Aquarien der zoologischen Station sehr gut hielten. Ich beschloß daher, den ganzen Auftrieb, der einige Hunderte von Exemplaren zählte, einer eingehenden Beobachtung zu unterwerfen. Am Schlusse meiner Untersuchungen ist es mir gelungen, zu beobachten, daß sich aus den encystierten vielkernigen Amöben eingeißelige Schwärmer entwickeln; nach deren Copulation bilden sich die einkernigen Amöben. Letztere erinnern so sehr an die *A. flava* Gr., daß ich keinen Anlaß habe, sie mit andern Arten zu vergleichen oder ihnen einen besondern Namen zu geben (Fig. 37 u. 38).

Das weitere Schicksal derselben zu verfolgen ist mir nicht gelungen. Ich glaube jedoch, daß bei unsern so spärlichen Kenntnissen

---

1) Über die biologischen Verhältnisse des Lago di Fusaro s. CARAZZI (1900).

von der Entwicklungsgeschichte der Amöben, besonders der marinen, auch die von mir erzielten Resultate nicht ohne Interesse sein werden.

In den Aquarien der zoologischen Station in Neapel konnte ich im Juni 1909 viele Exemplare von einkernigen Amöben sammeln. In deren Kulturen trat die Epidemie der Riesenkernbildung auf, die durch das Vorhandensein von eigentümlichen *Nucleophaga* hervorgerufen wurde. Die Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte dieser interessanten und wenig bekannten Parasiten sollen hier ebenfalls mitgeteilt werden.

### I. Zur Entwicklungsgeschichte der marinen Amöben.

Der gesamte von mir beobachtete Entwicklungsgang von *A. flava* GR. läßt sich auf nachstehende Stadien zurückführen:

1. Vielkernige große Amöben,
2. Cysten,
3. Schwärmer (Isogameten),
4. Copula resp. Zygoten,
5. Einkernige *A. flava* GR.

#### 1. Bau der vielkernigen Amöben.

Die in Lago di Fusaro von mir gesammelten vielkernigen Amöben (Fig. 1—3 u. 5) haben während ihrer Bewegung das Aussehen von ovalen oder länglichen Protoplasmaklumpchen; im Ruhezustand (Fig. 1) sind sie dagegen fast kuglig mit allseitig vom Körper ausstrahlenden kurzen und lappigen Pseudopodien (*Pp*). Die meisten vielkernigen Amöben erreichten eine Größe von ca. 1 mm im Durchmesser. In ihrem Innern kann man ziemlich leicht ein körniges, dunkleres Endoplasma (*End*, Fig. 1—3 u. 5) von dem hyalinen hellern Ectoplasma (*Ect*) unterscheiden. Das Ectoplasma stellt einen breiten hyalinen Saum dar und bildet die Pseudopodien, in welche sich das Endoplasma nicht fortsetzt. Eine äußere Pellicula ist nicht zu erkennen. Das Endoplasma ist dunkel-bräunlich und besitzt eine deutlich ausgesprochene feinwabige fast regelmäßige Struktur (*End*, Fig. 5).

Die zahlreichen innern Einschlüsse des Endoplasmas der vielkernigen Amöben unterscheiden sich nicht von den gewöhnlichen Plasmaeinschlüssen der übrigen Lobosen oder Rhizopoden überhaupt: es sind die Nahrungskörper (Algen, Diatomeen), Nahrungskörper-



reste und hellere Körner, die entweder Excretkörner oder Reservestoffe darstellen usw. Besondere Nahrungsvacuolen sind nicht zu erkennen, dagegen sind kontraktile Vacuolen im Endoplasma zahlreich vorhanden (15—25); diese letztern sind auch an lebenden Exemplaren als helle Blasen mit scharfen Konturen (*Cr*, Fig. 1 u. 5) deutlich zu erkennen. Ihre Kontraktion ist unregelmäßig.

Die Kerne sind im Endoplasma zerstreut (*K*, Fig. 1—3 u. 5) und haben ein typisches bläschenförmiges Aussehen (Fig. 4). Auf Totalpräparaten sind sie größtenteils durch die Vacuolen oder die übrigen Plasmaeinschlüsse verdeckt. In lebenden Exemplaren haben sie das Aussehen weißlicher stark lichtbrechender in der Mitte etwas dunklerer kugliger Bläschen und sind etwas größer als die Vacuolen, von welchen sie sich auch durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen unterscheiden. An lebenden Kernen kann man nur schwer ihren innern Bau erkennen. Auf Präparaten zeigen sie ein stark entwickeltes Kerngerüst mit zahlreichen, ziemlich regelmäßig in dessen Knoten zerstreuten Chromatin- resp. Binnenkörpern (*Bk*, Fig. 4). Diese haben die Gestalt kugliger, selten länglicher Gebilde.

Die Kerne besitzen eine deutliche Membran, die auch an lebenden Exemplaren zu erkennen ist. Die Größe der Kerne variiert von 25 bis 35  $\mu$  im Durchmesser. Ihre Zahl beträgt 45—60. (Am häufigsten werden Amöben mit 50—55 angetroffen, Fig. 2.) Die vegetativen Kernveränderungen wurden nicht beobachtet.

## 2. Vorbereitung zur Encystierung.

Bei den länger in reinen Uherschalen bleibenden, demnach hungernden, Tieren wird das Endoplasma viel heller und durchsichtiger als bei den eben gesammelten frischen Tieren, indem die protoplasmatischen Einschlüsse mit der Zeit ausgestoßen werden. Die Vorbereitungen zur Encystierung sind dieselben, wie sie bei allen übrigen Rhizopoden beobachtet werden: die kontraktile Vacuolen verschwinden, alle noch vorhandenen Nahrungsreste und Plasmaeinschlüsse werden ausgestoßen, die Pseudopodien ziehen sich zurück, der Körper wird allmählich kuglig, und der Unterschied zwischen Ectoplasma und Endoplasma wird fast unbemerklich. Alle Kerne nähern sich einander in der Mitte des Körpers. Im Endoplasma kann man also nunmehr zwei Partien unterscheiden: eine mittlere Partie, wo die Kerne angesammelt sind (*K*, Fig. 3), und eine periphere, die aus grobmaschigem Protoplasma besteht (*End*). Bei

der Encystierung tritt eine Kontraktion des Körpers ein, indem die Cysten bedeutend kleiner sind als die Tiere.

### 3. Die Cysten (Fig. 6).

Die Cysten sind oval oder kuglig und erreichen fast alle dieselben Dimensionen: 500—525  $\mu$  im Durchmesser. Ihre Farbe ist braun-schwarz, so daß die dunklen Cysten bei schwachen Vergrößerungen auf den weißen glänzenden Innenflächen der Austernschalen erkennbar sind. Die Cystenwand (*Cw*, Fig. 8 u. 9) besteht aus einer ziemlich dicken (bis 75  $\mu$ ) gallertartigen und für Reagenzien leicht durchdringlichen Masse; diese schneidet sich sehr leicht und besteht aus mehreren Schichten. Die äußere Schicht ist an der Oberfläche wellenförmig, mit Höckern und unregelmäßigen Verdickungen besetzt und daher rauh (*Ol*, Fig. 8 u. 18); die innere Schicht dagegen ist ganz glatt. Auf Schnitten durch die Cystenwand kann man bei starken Vergrößerungen eine feine Längsschichtung erkennen (*Ls*, Fig. 8); eine sonstige Struktur ist nicht wahrzunehmen.<sup>1)</sup> Die Cystenwand ist undurchsichtig, so daß das Innere der Cyste nur auf Schnitten untersucht werden kann. Die Cyste ist mit einem grobwabigen Plasma erfüllt, in welchem Kerne oder deren Derivate, jedoch keine Vacuolen oder sonstigen Einschlüsse zu erkennen sind.

Nach der vergleichenden Untersuchung aller erhaltenen Schnittserien konnte ich im ganzen 4 Stadien in den Veränderungen des Cysteninnern, die mit der Bildung von Schwärmern enden, erkennen. Diese Stadien sind folgende:

1. Cysten, die bald nach ihrer Bildung fixiert wurden (frische Cysten).

Auf den Schnitten erweist sich die Mehrzahl solcher Cysten als mit einem grobmaschigen Protoplasma erfüllt, welches dem Endoplasma der vielkernigen Amöben in allen seinen Merkmalen gleich ist (Fig. 8). An der Oberfläche des Cysteninhalts befindet sich eine dünne Schicht fast hyalinen Plasmas, in welchem nur feinere Granulationen, aber kein deutlich erkennbares Maschenwerk sichtbar sind. Diese Schicht entspricht also dem Ectoplasma (*Ect*). Die Kerne liegen in dem Cysteninnern zu einem Haufen konzentriert (*K*, Fig. 8 u. 15).

1) Diese Hülle färbt sich nach Iod gelb, löst sich sehr schnell in  $\text{H}^2\text{SO}^4$  und ist in der Kälte unlöslich in 15%iger Kalilauge.

Schon bald nach der Encystierung beginnen in den Cysten, die einige Stunden nach ihrer Bildung fixiert wurden, die Kerne sich aufzulösen, indem ihre Chromatinkörner in das Plasma ausgestoßen werden und sich in Chromidialsubstanz umwandeln (Fig. 15—19). Bei einigen Kernen, besonders solchen, die in der Mitte der Cysten liegen, bleibt die Kernmembran noch die gleiche wie bei den Kernen der nicht encystierten Amöben (*Km*, Fig. 10 u. 11). Bei den meisten der an der Peripherie liegenden Kerne ist nur eine äußerst dünne Membran vorhanden, deren innerer Fläche die Chromatinkörner reichlich und dicht anliegen (*Chk* u. *Km*, Fig. 11). Bei einigen Kernen kann man nur einen Teil derselben innerhalb der Membran erkennen, die übrigen Chromatinkörner liegen schon außerhalb derselben in dem Cystenplasma, sind also Chromidien (*Chm*). Zuerst liegen diese Chromidialkörnerchen noch um den Kern herum (*Chm*, Fig. 11—13), dann wandern sie weiter in das Plasma hinein und erhalten das Aussehen länglicher unregelmäßiger Stränge oder Anhäufungen (*Chm*, Fig. 16, 19 u. 22). In den meisten Fällen erfolgt die Auswanderung der Chromatinkörner von einer Stelle der Membran (*Chm*, Fig. 12), seltener aber auch von mehreren Stellen, so daß der blaß gewordene Kern zentral in einer Wolke von Chromidialkörnerchen liegt (*K* u. *Chm*, Fig. 13).

Selten tritt die Auswanderung der Chromidialsubstanz gleichzeitig aus allen Kernen der Cyste ein. Gewöhnlich verläuft dieselbe von der Peripherie zum Zentrum der Cyste, so daß peripher schon Ansammlungen von Chromidialsubstanz alternierend mit blaß gewordenen Kernen hervortreten (*K* u. *Chm*, Fig. 16). In dem Zentrum der Cyste bleiben jedoch noch einige Kerne mit dem Chromatinkörper erhalten (Fig. 16 u. 17, *K*).

Bei den Kernen, die ihr Chromatin verloren haben, ist die Kernmembran nicht mehr zu erkennen (Fig. 14). Bald sind die Kerne von dem umgebenden Plasma nur durch ihr helleres Aussehen und die stärkere Lichtbrechung zu unterscheiden; sie haben das Aussehen einer Art von Vacuolen im Plasma. Schließlich tritt die vollständige Auflösung der Kerne ein.

2. Cysten, bei welchen die Kernauflösung weiter vorgeschritten ist (Cysten mit Chromidialsubstanz, Fig. 19 u. 20).

Auf den Querschnitten durch solche Cysten sieht man eine periphere, homogene, ziemlich dünne Zone hyalinen Plasmas (*Ect*, Fig. 18); hierauf folgt eine breitere Zone aus großmaschigem alveolarem Protoplasma (*Pl*, Fig. 18 u. 20), in die die Chromidialsubstanz



eingelagert ist (*Chr*). In noch tiefern Schichten treten unregelmäßige Anhäufungen von Chromidien und einige noch erhaltene, aber stark degenerierte Kerne auf. Hier beginnt demnach die Ansammlung der Chromidialsubstanz in der peripheren Zone des Plasmas zu einer mehr oder weniger kontinuierlichen Chromidialschicht. Diese (*Chrn*, Fig. 20 u. 24) besteht aus zahlreichen Knöllchen, die in den Knotenpunkten des protoplasmatischen Maschenwerkes, und aus Schichten, die in dessen Wänden eingelagert sind. Die Chromatinsubstanz ist also in regelmäßiger Anordnung mit dem achromatischen Protoplasmagerüst vermischt. Dabei treten wahrscheinlich auch Veränderungen in der Substanz der Chromidien selbst auf, indem die sich bildende Chromidialschicht sich stets viel schwächer (fast doppelt so schwach) färbt als die frei im Plasma liegenden, früh aus dem Kern hervorgegangenen Chromatinkörnchen.<sup>1)</sup>

Solche Cysten treten besonders häufig auf. Mehr als die Hälfte aller Cysten, die von mir untersucht wurden, zeigen ähnliche Bilder. Der Unterschied besteht nur in Verschiedenheiten in der Kontinuität des Netzwerkes.

3. Ältere Cysten. Das darauffolgende Stadium in der Cystenentwicklung ist durch den Zerfall der kontinuierlichen, peripheren Chromatinschicht in besondere Teilstücke charakterisiert (Fig. 21). In einigen Cysten ist die kompakte Chromidialzone des Cysteninhalts schon in zahlreiche Klümpchen zerfallen; diese letztern bestehen aus vacuolisierten unregelmäßigen Bälkchen, Strängen oder Kügelchen (*Chn*. V, Fig. 23), die sich stärker färben als die noch übrig gebliebenen Partien der kontinuierlichen Chromidialschicht (*Chrn* u. *Chm*, Fig. 24). In andern Cysten ist eine Konzentration dieser Klümpchen in besondere rundliche Gebilde erkennbar, welche als neue sekundäre Kerne anzusehen sind (*K*, Fig. 21). Diese Kerne sind bläschenförmig, mit einer dünnen Membran, und lassen in ihrem Innern zahlreiche kleine chromatische Körper erkennen. Ihr Durchmesser variiert von 14 bis 16  $\mu$ . Ein Kerngerüst ist nicht sichtbar.

In den Cysten, wo nur wenige sekundäre Kerne vorhanden sind,

---

1) Die sich schwächer färbende Chromidialsubstanz stellt, wie aus dem Vergleiche mit den nachfolgenden Stadien hervorgeht, die propagatorische Substanz dar. Die sich stärker färbenden Chromidialklümpchen der jüngern Stadien bestehen höchstwahrscheinlich sowohl aus propagatorischen als auch aus somatischen Substanzen, die gleichmäßig miteinander gemischt sind. Nach der Umwandlung der letztern tritt das Blauwerden der Chromidien ein.



liegen dieselben unregelmäßig an der Peripherie des Plasmas (*K*, Fig. 21); in den Cysten, wo schon viele Kerne vorhanden sind, ordnen sie sich regelmäßig in konzentrischen Reihen an.

4. Cysten mit Anlagen von Schwärmsporen (Vorbereitung zur Sporogonie (Fig. 25 u. 26).

Bei den Cysten, wo die gesamte Chromidialzone schon in Chromatinklumpchen oder in neue Kerne umgewandelt ist, sind zwischen den peripheren Kernen besondere Einsenkungen der Plasmaoberfläche zu erkennen; hierauf folgt wahrscheinlich der Zerfall des Plasmas um die neuen Kerne herum und die Bildung einzelner ovaler einkerniger Körper (*Kp*).

Von Cysten, bei welchen die Bildung der Schwärmer schon weiter vorgeschritten ist, habe ich nur 1 Exemplar auf Schnitten untersuchen können (Fig. 25 u. 26). Hier konnte eine zentrale, dunklere, körnige und grobmaschige Protoplasmamasse (*Pl*) und eine periphere Ansammlung zahlreicher länglicher einkerniger Körper (*Kp*) unterschieden werden. Letztere, welche die Anlage der Schwärmer darstellen, besitzen noch keine Geißeln.

#### 4. Bau der Gameten.

Die Schwärmsporen (Fig. 27—32) haben das Aussehen von ovalen länglichen Gebilden von ca. 35—45  $\mu$  Länge mit einer feinen vordern Geißel (*Gs*, Fig. 27—30). Diese ist ca. 5mal so lang wie der Körper selbst. Die vordere Partie der Schwärmkörper, wo die Geißel sitzt, ist länglich und schmaler (*Bl*, Fig. 28) als die abgerundete hintere Partie (*cv*).

Die Oberfläche des Körpers ist deutlich abgegrenzt, obwohl eine besondere Pellicula nicht zu erkennen ist. Das Plasma hat eine leicht erkennbare alveoläre Struktur (*Pl*, Fig. 28 u. 32), enthält eine Anzahl sich stärker färbender und lichtbrechender länglicher Körnchen (*Kr*, Fig. 28 u. 32) und schließt eine ziemlich große Vacuole in sich ein (*Cv*, Fig. 28), die in der hintern breiten Körperpartie liegt.

Der Kern (*K*, Fig. 28—32) liegt entweder in der Mitte oder etwas nach vorn, näher der Geißelbasis, ist ganz kuglig bläschenförmig mit zahlreichen Binnenkörpern (Fig. 31); das Kerngerüst jedoch ist undeutlich. Er ist durch einen hellen Hof deutlich vom Plasma abgesondert (*Alr*, Fig. 31) und besitzt eine sehr dünne Membran (*Km*). Zwischen dem Kern und der Geißelbasis liegt in der Nähe des erstern ein sich stärker färbendes Pünktchen (Ble-

pharoplast?, *Bl*, Fig. 28—30). Dasselbe ist größer als die übrigen Plasmakörnchen.

Die von mir beobachteten Schwärmer zeigen weder in der Größe noch im Bau ihrer Kerne irgendwelche Verschiedenheiten; es sind demnach ausnahmslos Isogameten.

Die Copulation der Schwärmer in lebendem Zustande wurde von mir nicht unmittelbar beobachtet. Es wurden aber am Boden des Uhrglases, wo alle Isogameten aufbewahrt wurden und wo die Zygoten auftraten, manchmal besondere Körperchen beobachtet, die 2 dicht nebeneinander liegende Kerne besaßen und keine Geißeln hatten (Fig. 33). Es können dies entweder Teilungsstadien der Schwärmer sein oder aber frische Copulationsprodukte, bei welchen die Hülle noch nicht zur Entwicklung gelangt ist. Das letztere scheint mir am wahrscheinlichsten. Ob die Schwärmer sich durch Längsteilung vermehren können, bleibt noch fraglich. Deutliche Teilungsstadien wurden nicht gefunden, doch sind in einigen Fällen an fixierten Exemplaren die vordern Pünktchen entweder länglich (*Bl*, Fig. 29) oder sogar doppelt (*Bl*, Fig. 30) auf.

Wenn wir solche Pünktchen als Blepharoplasten betrachten wollen, so haben wir in diesen Bildern Andeutungen von einer Längsteilung der Schwärmer. Infolge der technischen Schwierigkeiten bleibt jedoch die Blepharoplastennatur dieser Körnchen noch fraglich.

### 5. Bau der Zygoten.

Die Zygoten (Fig. 34 u. 35) sind oval oder kuglig und unterscheiden sich von den Cysten der vielkernigen Amöben durch ihre geringen Dimensionen und ihre gelbliche Farbe. Sie erreichen eine Größe von 65—75  $\mu$  im Durchmesser. Ihre Oberfläche ist glatt. Die äußere Hülle (*Hl*, Fig. 35) ist sehr dünn und durchsichtig, so daß der Kern der Zygoten auf Totalpräparaten leicht zu erkennen ist (*K*, Fig. 34). Auf Schnitten erscheint das Plasma der Zygote als ein feinwabiges Netzwerk (*Pl*, Fig. 35) mit vielen kleinen Körnchen (*Kr*), die in der Mitte der Zygote liegen; die periphere Partie des Plasmas ist von Einschlüssen ganz frei.

Der Kern (*K*) ist groß, mit einer deutlichen, dünnen Membran; er besitzt einen gut erkennbaren alveolären Bau und enthält zahlreiche Chromatinkörner und einen deutlichen Nucleolus.

## 6. Bau der einkernigen Amöben (Fig. 36—42).

Die jüngsten soeben ausgeschlüpften Amöben sind noch klein mit sehr kurzen, nach allen Seiten gerichteten, lappigen Pseudopodien (Fig. 36 *Pp*) und großem Kern (*K*). Solche strahlenförmige Amöben wachsen sehr schnell zu größeren, durch Querteilung sich fortpflanzenden Amöben an (Fig. 37 u. 38). Letztere besitzen meist kurze, strahlige Pseudopodien (*Pp*) und haben im Ruhezustande eine rundliche Gestalt (Fig. 37), wobei sie 100—150  $\mu$  im Durchmesser erreichen. Eine Pellicula ist nicht vorhanden.

Das Protoplasma der einkernigen Amöben ist feinkörnig, und es läßt sich in ihnen sehr deutlich ein homogenes Ectoplasma (*Ect*, Fig. 37 u. 38) von einem dunklern, bräunlichen Endoplasma (*End*) unterscheiden, welch letzteres sich nicht in die Pseudopodien fortsetzt. Es sind viele Nahrungsvacuolen (*Nv*) zu erkennen. Von Einschlüssen sind am zahlreichsten stark lichtbrechende Krystalle (Excretionsstoffe?) vorhanden. Nebenbei sind noch kleinere dunklere Tröpfchen und Körnchen erkennbar.

Der Kern (*K*, Fig. 37 u. 38 und Fig. 40—42), mit deutlicher Kernmembran (*Km*, Fig. 40), wird durch eine helle Zone vom Plasma abgegrenzt. In seinem Innern liegen der Innenseite der Membran feine Chromatinkörnchen an. Im Mittelpunkt liegt eine größere Chromatinmasse (Caryosom, *Cm*, Fig. 40), die durch eine farblose Kernsaftzone von der Peripherie getrennt ist. An Schnitten durch den Kern ist bei starken Vergrößerungen ein netzförmiger Bau erkennbar.<sup>1)</sup>

Wie bereits erwähnt, bezeichne ich diese Form als *A. flava* GRUBER, da sie von allen bekannten marinen Amöben am meisten an dieselbe Art erinnert. *A. flava* ist nur von GRUBER (1885) und MÖBIUS (1888) genauer untersucht worden.

GRUBER beschreibt seine *Amoeba flava* in folgender Weise (1885, p. 220): „Die Sarkode ist konsistent und bildet meist strahlenförmige Pseudopodien, in welche die Körnchen nicht einzudringen vermögen. Die gewöhnliche Gestalt der Amöben ist eine rundliche und dann hat der Durchmesser eine Länge von etwa 0,04 mm, die Strahlen können aber auch eingezogen werden, die Amöben sich abplatten und in Fluß gerathen; doch ist dies nicht der gewöhnliche Zustand.

1) In seinem allgemeinen Bau erinnert der Kern demnach in vielen Beziehungen an denjenigen der *A. albida* NÄGLER's (1909).

Der Kern hat den bekannten bläschenförmigen Bau.“ Der Name *flava* wurde aus dem Grunde gegeben, weil in der Amöbe „immer hellgelb leuchtende Massen“ eingeschlossen waren, die nach GRUBER wahrscheinlich als Nahrungsreste betrachtet werden können.

MÖBIUS (1888) gibt folgende Diagnose (p. 27): „Ihr Protoplasma ist feinkörnig und schwach bräunlich. Die Pseudopodien sind meistens spitzlappig und verzweigen sich nicht selten. Die Bewegungen sind schiebend, gleitend und ziemlich lebhaft, so daß sich die Körperform schnell ändert. Der Kern ist von einem hellen Hofe umgeben, dessen Form durch anliegende Nahrungsmassen verändert wird.“

Da bei meinen Amöben das Endoplasma bräunlich ist und sich nicht in die Pseudopodien fortsetzt, da die letztern bei ruhenden Exemplaren allseitig strahlenförmig abgehen und der Kern mit einem hellen Hofe umgeben ist, glaube ich eine *A. flava* GR. vor mir zu haben.

Die Teilung der *A. flava* wurde an wenigen Exemplaren beobachtet (Fig. 39). Es ist mir jedoch gelungen, einige sich teilende Exemplare zu fixieren und einige Veränderungen in deren Kernen vor ihrer Teilung zu sehen. Die Kerne teilen sich mitotisch. In den länglichen Kernen (Fig. 41 u. 42) sind im Innern des Caryosoms rundliche Körper zu erkennen (Centriol?), die sich zuerst teilen (C<sub>1</sub>, Fig. 40 u. 41), und erst dann erfolgt die Kernteilung. Hiervon konnte ich nur zwei Bilder erhalten, bei welchen in der Mitte eine Andeutung einer Äquatorialplatte (A<sub>eq</sub>, Fig. 42) zu sehen ist. Bei andern der in Teilung begriffenen beobachteten Amöben waren schon 2 voneinander fast vollständig getrennte Kerne (K<sup>1</sup>, K, Fig. 39) erkennbar.

Der ganze hier dargestellte Entwicklungsgang von *A. flava* GR. läßt sich folgendermaßen rekapitulieren:

1. Vielkernige Amöben (= *Pelomyxa*-Stadium).
2. Vielkernige Cysten. Auflösung der Kerne in Chromidien; Bildung der sekundären Kerne (= Vorbereitung zur Sporogonie).
3. Isogameten.
4. Copulation der Isogameten in Zygote.
5. Einkernige Amöben (= *A. flava* GR.).



Dieser Entwicklungsgang bestätigt also die meist theoretischen Vermutungen CALKINS' (1905, 1907) über die Möglichkeit von geschlechtlichen Vorgängen in der Entwicklungsgeschichte der Amöben. Nach diesem Autor stellen die vielkernigen *pelomyxa*-ähnlichen Formen nur besondere Entwicklungsstadien der einkernigen Amöben dar und sind also keine selbständigen Arten (1905). Diese Vermutungen gründen sich auf die Beobachtungen, daß in Kulturen von einkernigen *A. proteus* plötzlich vielkernige *pelomyxa*-ähnliche auftraten. Auch VELEY (1905) beobachtete, daß *Pelomyxa palustris* in einigen Fällen in eine Anzahl einkerniger Teilungsstücke zerfallen kann, die sich in einkernige Amöben umwandeln.

Trotz der Häufigkeit der Amöben wurde bis in die allerletzte Zeit nur ihre vegetative Vermehrung durch Teilung und auch dies größtenteils nur sehr ungenügend bekannt (PICK, 1857; FRENZEL, 1892; MERESCHKOWSKY, 1879; WALLICH, 1863<sup>1</sup>, 1863<sup>2</sup>, 1863<sup>3</sup>). Genauere Untersuchungen über die Teilung der Amöben zeigten, daß deren Kerne sich bald amitotisch teilen (*A. polyptodia*, SCHULZE, 1874; *A. crystalligera*, SCHAUDINN, 1894), bald auch (bei den meisten Arten) mitotisch (*Paramoeba cilhardii*, SCHAUDINN, 1896; *A. proteus*, AWERINZEFF, 1904; *A. binucleata*, SCHAUDINN, 1895<sup>1</sup>; auch WENYON, 1907; VAHLKAMPF, 1905; DOFLEIN, 1907<sup>1</sup>, 1907<sup>2</sup>; PROWAZEK, 1904; HARTMANN, 1908<sup>2</sup>, 1909; NÄGLER, 1909).

In neuester Zeit wurde noch eine Anzahl besonderer Erscheinungen bei den Amöben beobachtet: simultane Kernteilungen oder das plötzliche Auftreten mehrerer Kerne in bis jetzt als einkernig bekannten Arten (BÜTSCHLI, 1878 und JANICKI, 1909 bei *A. blattae*; STOLČ, 1905 u. 1906 bei *A. proteus*; VAHLKAMPF, 1905 bei *A. limax*; auch GRUBER, 1894; DOFLEIN, 1907<sup>1</sup>); das Auftreten mehrerer Kerne in den Cysten einkerniger Arten (GRASSI, 1881; CASAGRANDE u. BARBAGALLO, 1897; SCHAUDINN, 1903; SCHUBOTZ, 1905; ELMASSIAN, 1909); Kernaufösungen (CARTER, 1863); die Bildung der Chromidialsubstanz (*A. blattae*, SCHUBOTZ, 1905; *Entamoeba tetragena*, HARTMANN, 1908<sup>1</sup>, 1908<sup>2</sup>; *Entamoeba histolytica*, SCHAUDINN, 1903; *A. diploidea*, NÄGLER, 1909) oder sonstige Kernveränderungen (NERESHEIMER, 1905). Alle diese Erscheinungen lassen vermuten, daß neben der vegetativen Vermehrung durch Teilung noch andere Entwicklungszyklen bei den Amöben vorkommen.

Diese Vermutungen wurden durch spätere Untersuchungen bestätigt. Es wurde beobachtet, daß vielkernige encystierte Amöben in zahlreiche einkernige Teilungsstücke (Pseudopodiosporen) zer-

fallen können, die sich unmittelbar in einkernige Amöben umwandeln (*A. proteus*, SCHEEL, 1899; *A. limax*, VAHLKAMPF, 1905; die „Stroh-amöben“ ZAUBITZER's, 1901). Während der Encystierungsprozesse und der Kernveränderungen treten nicht selten Copulationen der Kerne miteinander auf (Bildung und Copulation der Gametenkerne bei *A. proteus* CALKINS, 1907; *A. muris*, WENYON, 1907; *Entamoeba coli*, SCHAUDINN, 1903; HARTMANN, 1908<sup>1</sup>, 1908<sup>2</sup>). Nach WENYON (1907) erfolgt hier eine Doppelbefruchtung ohne geschlechtliche Differenzierung der copulierenden Kerne. Er vergleicht dieselbe mit der Conjugation der Infusorien und dem Geschlechtsprozeß der Myxomyceten.<sup>1)</sup>

In neuester Zeit beschrieb NÄGLER (1909) bei *A. diploidea*, die 2 dicht nebeneinander liegende Kerne besitzt, nach Verschmelzung der 2 Exemplare zu einer gemeinsamen Cyste, die Bildung der Gametenkerne auf einem sehr komplizierten Wege nach 2 Reduktionsteilungen; die Gametenkerne verschmelzen dann zu einem Syncaryon.

Die Bildung von Schwärmsporen wurde bis jetzt nur bei *A. villosa* von SMITH<sup>2)</sup>, bei *A. sagittae* und *A. pigmentifera* von GRASSI (1882) und bei *Paramoeba cilhardii* von SCHAUDINN (1896) beobachtet.<sup>3)</sup> Die beiden ersten Forscher konnten das weitere Schicksal der Schwärmer nicht verfolgen. Die Flagellosporen von *Paramoeba*, die 2 Geißeln, 1 Kern, 1 Nebenkern und 2 Pyrenoide besitzen und den *Cryptomonas*-Arten unter den Flagellaten sehr ähnlich sind, vermehren sich eine Zeitlang durch Längsteilung und verwandeln sich erst dann ohne Copulation direkt in die einkernigen Amöben.

Abgesehen von den Bildungen der Gametenkerne, den neuern Angaben NÄGLER's über *A. diploidea* und den wenig zuverlässigen ältern Angaben von TRAUBE-MENGARINI und MOORE, wurde die echte Copulation bei Amöben nur von MERCIER (1909) bei *A. blattae*, einer

1) MOORE (1893) versuchte bei den Amöben die Anwesenheit von micronucleusähnlichen Gebilden festzustellen, allein seine Angaben sind wenig zuverlässig; TRAUBE-MENGARINI (1903) beobachtete bei *A. limax* Erscheinungen, die an die Conjugation der Infusorien erinnern.

2) Die Originalarbeit war mir leider nicht zugänglich.

3) PROWAZEK (1897) beobachtete einmal die Umwandlung der flagellatenähnlichen Organismen (Schwärmer) unmittelbar in die einkernigen Amöben. Da er aber ihr weiteres Schicksal nicht verfolgen konnte, bleibt ihre Zugehörigkeit zu den echten Amöben überhaupt fraglich (vielleicht waren es bloß Myxomyceten-Embryonen?).

parasitischen Form, vor kurzem beobachtet.<sup>1)</sup> Hier bilden sich aus vielkernigen Cysten amöbenähnliche Gameten (vielleicht bloß Schwärmer, die durch den Parasitismus ihre Geißeln verloren haben?); nach deren Copulation bilden sich zuerst zweikernige Copula, die sich später in einkernige Amöben umwandeln. Nach MERCIER (1907, 1909) sind die Kerne in Copula zuerst ungleich (Andeutung an Heterogonie).

Einen vollständigen Entwicklungszyklus kennen wir also bei keiner einzigen Amöbe. Versuche, einen solchen Cyklus zu rekonstruieren, wurden von CALKINS (1905, 1907), WENYON (1907), SCHAUDINN (1903), DOFLEIN (1901), MERCIER (1909) und CRAIG (1906) gemacht.

Nach CALKINS (1905) kann man den vollständigsten Entwicklungszyklus von *A. proteus* folgenderweise darstellen:

1. Junges, eben nach der Befruchtung ausgestülptes Stadium (unbekannt).
2. *Amoeba-radiosa*-Stadium mit radiär angeordneten Pseudopodien.
3. Typische *A. proteus*.
4. Teilungsstadium derselben.
5. Encystierung und Bildung der Pseudopodiosporen (nach SCHEEL).
6. Austreten der Pseudopodiosporen (nach SCHEEL).

1) Ich kann hier die merkwürdigen Angaben JANICKI's (1909) nicht unerwähnt lassen, wonach die Kerne bei *A. blattae* frei in den Darmkanal des Wirtes auswandern, wo sie angeblich längere Zeit hindurch bleiben! Auch GRASSI (1881) hat etwas Ähnliches 1881 gesehen. Nach JANICKI können solche Kerne sogar dem Austrocknen widerstehen und sich hierauf wieder beleben. Da die Küchenschaben in Neapel sehr zahlreich sind, war ich imstande, diese Erscheinung etwas genauer unmittelbar zu beobachten. Wie ich aber im voraus erwartet hatte und wie man dies auch nach den Zeichnungen JANICKI's schon von vornherein vermuten konnte, stellen die sogenannten „Kerne“ nichts anderes dar als mit Chromidialsubstanz erfüllte und als Knospen vom Mutterkörper abgelöste sekundäre Cysten. Die Konzentrationen der Chromidialsubstanz in ihnen wurden von JANICKI als Caryosomen bezeichnet. Ähnliches hat auch SCHAUDINN (1903) während der Cystenbildung bei *Entamoeba histolytica* beobachtet.

7. Große einkernige Form (durch mitotische Kernteilungen bilden sich mehrere Kerne).

8. Vielkernige Form (Beginn der vermutlichen geschlechtlichen Generation).

9. Zerfall der Kerne und Bildung des „Protogonoplasmas“.

10. Bildung sekundärer Kerne.

11. Encystierung und Vorbereitung zu der letzten (Gameten-) Generation (unbekannt).

Die Entwicklungsgeschichte von *A. (Entamoeba) muris* nach WENYON (1907) ist folgende:

1. Zweiteilungen der einkernigen Form.

2. Erstes Cystenstadium (einkernig).

3. Kernteilungen: Auflösung und Rekonstruktion der Kerne.

4. Bildung der Gametenkerne. Copulation der Gametenkerne.

5. Cyste mit 8 Kernen.

6. Zerfall des Cysteninhalts in 8 einkernige Teile.

7. Austreten der einkernigen Teilungsstücke und deren Umwandlung in *A. muris*.

Ähnliche achtkernige Stadien finden sich auch bei einer andern parasitischen Amöbe, *Entamoeba coli*, deren komplizierter Entwicklungszyklus von SCHAUDINN (1903) untersucht wurde. Hier tritt einerseits die vegetative Fortpflanzung auf entweder durch Zweiteilung (mit amitotischer Kernteilung) oder durch die Bildung von 8 Tochterkernen mit nachfolgendem Zerfall des Tieres in 8 einkernige Tochteramöben. Andererseits kommt es hier zu einer Bildung von Dauercysten. In diesen letztern teilt sich der Kern mitotisch mehrere Generationen hindurch mit Reduktionsteilungen und Bildung der Gametenkerne. Die letztern copulieren paarweise, so daß zum Schluß ebenfalls 8 Kerne gebildet werden, nach deren Bildung der Zerfall des Cysteninhalts in 8 einkernige Tochteramöben eintritt.

Bei *Entamoeba histolytica* findet bekanntlich, abgesehen von der Zweiteilung, auch noch die Auflösung der Kerne in Chromidien statt, welche in sich als Knospen ablösende kleinere Cysten übergehen. Ihr weiteres Schicksal ist unbekannt (SCHAUDINN, 1903).

Der Entwicklungsgang von *Paramoeba eilhardii* ist nach SCHAUDINN (1896) der folgende:

1. Amöbenstadium (ein Kern und ein Nebenkern).

2. Cystenzustand:

a) Teilungen des Nebenkernes in zahlreiche Teilstückchen.



b) Teilungen der Kerne.

c) Teilungen des Plasmas und Bildung der Schwärmer.

3. Flagellatenzustand (*Cryptomonas* stadium). Dasselbe Stadium kann sich durch Längsteilungen in mehrere Generationen vermehren.

4. Umwandlung der Flagellatenstadien unmittelbar in einkernige Amöben.

Nach DÖFLEIN (1901) besteht der hypothetische Entwicklungskreis einer einkernigen Amöbe aus folgenden Stadien (p. 16):

1. Amöbe.

2. Amöbe in Teilung (in der Regel erfolgen viele Teilungen, ehe eine Cystenbildung eintritt).

3. Tochteramöbe aus der Teilung.

4. ? mutmaßliche Stelle der Conjugation im Entwicklungszyklus.

5. Cyste.

6. Kernvermehrung in der Cyste.

7. Vermehrungscyste, aus welcher die jungen Amöben aus-schlüpfen.

8. Junge Amöbe.

Der Entwicklungsgang von *Paramoeba hominis* ist nach CRAIG (1906) der folgende:

1. Amöbe.

2. Cystenzustand (zunächst einkernig; dann zerfällt der Inhalt in eine größere Anzahl kugliger Körper).

3. Zerfall in nackte kuglige Körper (Tochtertiere).

4. Eingeißelige Flagellatenstadien.

5. Direkte Umwandlung derselben ohne Copulation in einkernige Amöben.

Endlich kann man sich nach MERCIER (1909) den Entwicklungsgang von *A. blattae* in folgender Weise denken:

1. Zweiteilung.

2. Einkernige Cyste. Mitotische Kernteilung in den Cysten (Gamogonie).

3. Ausgang der amöbenähnlichen Gameten.

4. Copulation der Gameten.

5. Copula (mit 2 ungleichen Kernen).

6. Umwandlung der Copula in einkernige Amöbe.

Alle diese Beispiele zeigen, daß bei den Amöben die Entwicklungsstadien auf sehr verschiedenen Wegen verlaufen können. Dies ist aber leicht erklärlich; die Amöben sind als nackte Protoplastmännchen den äußern Einflüssen gegenüber äußerst empfindlich und müssen sich den allerverschiedensten Lebensbedingungen, unter welchen sie leben, anpassen. Deshalb finden sich neben der Schwärmsporenbildung (die ich als den primitivsten Entwicklungsgang auffasse) noch zahlreiche verkürzte oder irgendwie veränderte Entwicklungsstadien (Zerfall in Plasmodiosporen; direkte Umwandlung der Schwärmer in Amöben; Verkürzung der Geschlechts-generation bis zur Copulation der Gametenkerne etc.). Wenn wir alle hier angegebenen Entwicklungszyklen zusammenfassen, so bekommen wir für die freilebenden Amöben ungefähr folgenden Entwicklungsgang:

1. Agamont (einkernige, aus der Zygote sich entwickelnde Form).
  - 1a. Zweiteilung (mitotisch und amitotisch) oder multiple agame Teilung.
2. Cyste (Agamogonie).
  - 2a. Einkernig.
  - 2b. Kernvermehrung, Conitomie.
3. Pseudopodiosporen (Agameten).
4. Gamont (einkernig).
  - 4a. Zweiteilung (mitotisch und amitotisch).
5. Vielkerniges (*Pelomyxa*-) Stadium.
6. Cyste (Gamogonie).
  - 6a. Vielkernige Cyste.
  - 6b. Auflösung der Kerne und Bildung der Chromidialsubstanz.
  - 6c. Bildung der sekundären Kerne.
  - 6d. Bildung der Schwärmeranlagen.
7. Isogameten.
8. Copulation der Isogameten in der Zygote.
9. Zygote.
10. Umwandlung der Zygote in den Agamonten.

Zwischen einem freien und einem encystierten Stadium können auch mehrere Generationen alternieren, die den vorigen gleich sind.

Die Frage nach der Entwicklungsgeschichte der Amöben ist mit der nicht weniger wichtigen Frage über die Selbständigkeit der Arten und der ganzen Gattung *Amoeba* überhaupt untrennbar verbunden. Daß die bis jetzt als vielkernig be-

zeichneten Arten (wie *A. prima* GRUBER, *A. alba* GRUBER, *A. secunda* GRUBER, *A. tertia* GR., *A. quarta* GR., *A. quinta* GR., *A. granulosa* GR., *A. fibrillosa* GREEFF, *A. dumetosa* PENARD, *A. nobilis* PÉNARD usw.<sup>1)</sup>) überhaupt keine selbständigen Arten sind, unterliegt keinem Zweifel mehr. Wie steht es aber nun mit der kolossalen Zahl der schon beschriebenen einkernigen Arten, selbst wenn wir alle zu kurz oder unvollständig beschriebenen Arten (z. B. die von MERESCHKOWSKY, 1879; BÜRGER, 1906; FRENZEL, 1892; s. auch MAGGI, 1876) außer acht lassen?

Die äußere Körperform kann bei einem seine Gestalt so sehr wechselnden Organismus wie *Amoeba* keinesfalls als ein Artmerkmal betrachtet werden. So zeigen z. B. die Untersuchungen von DOFLEIN (1907<sup>1</sup>), daß *A. vespertilio* unter verschiedenen Umständen eine typische *polypodia*-, *limax*- und *radiosa*-Form annehmen kann. Die Umwandlung von *A. proteus* in die *radiosa*-Form hat auch CALKINS (1905) beobachtet. Endlich beobachtete NERESHEIMER (1905) bei *A. dofleini* nach den vegetativen Kernveränderungen Umwandlungen dieser Art in solche Formen, die mit dem typischen Aussehen von *A. dofleini* vor den Kernveränderungen keinerlei Ähnlichkeit haben, so daß sie schon auf den ersten Blick sofort als besondere Arten angesehen werden können. Wir werden demnach so bekannte und so lange Zeit als selbständige und typische Amöben-Arten aufgefaßte Formen wie *A. limax*, *A. polypodia* und *A. radiosa* nur als Umwandlungsstadien anderer Arten bezeichnen dürfen.<sup>2)</sup> Auch viele der übrigen Arten stellen nach PÉNARD (1902, 1905) und DOFLEIN (1907<sup>1</sup>) nur besondere Formveränderungen anderer Arten dar (z. B. *A. nitida*, *A. angulata* MER., *A. digitata* PAR., *A. spumosa* GRUBER usw.).

1) Die übrigen als *Gymnamoeba* und *Lobosa* beschriebenen vielkernigen Gattungen erleiden ebenfalls eine Metamorphose. Nach PÉNARD (1904) zerfällt z. B. *Chlamydomyxa montana* R. LANK. im encystierten Zustande in sekundäre Cysten, aus welchen einkernige Schwärmer mit 1 Geißel ausschlüpfen. Auch bei *Pelomyxa palustris* treten nach BOTT (1906) besondere einkernige Entwicklungsstadien auf usw.

2) Ähnliches teilte neulich SWARCZEWSKY (1908) für einige Heliozoen mit: es ergab sich, daß die als *Heterophrys* ARCHER, *Heliophrys* GREEFF und *Nuclearia* CIENK. bezeichneten Gattungen nichts anderes als nackte Agamonten von *Arcella vulgaris* darstellen! Deshalb ist auch die Selbständigkeit der verwandten Gattungen: *Lithocolla* SCHULZE, *Eleorhanis* GREEFF, *Lithosphaerella* FRENZEL, *Trichodiscus* EHRENG., *Arachnula* CIENK., *Archerina* R. LANK., *Ciliophrys* CIENK., *Pythelia* FRENZEL und *Estrella* FRENZEL sehr zweifelhaft.

Wenn wir aber eine Anzahl mehr zuverlässiger Arten betrachten, deren Unterscheidungsmerkmale sich nicht auf die äußere Körperform gründen, so können wir auch hier ohne Kenntnis der Entwicklungsvorgänge niemals sicher sein, ob diese Arten Entwicklungsstadien anderer Arten darstellen oder nicht; ihre Selbständigkeit muß also fraglich bleiben. Die Sache wird aber aus dem Grunde noch komplizierter und schwieriger, weil viele Organismen, die zu ganz andern Gruppen des Tier- oder Pflanzenreiches gehören (wie z. B. die Myxomyceten, Myxosporidien, *Protomyxa* oder *Calcituba* [SCHAUDINN, 1895<sup>2</sup>] unter den Foraminiferen), während ihrer Entwicklungsgeschichte amöbenähnliche Stadien besitzen.<sup>1)</sup>

Alle diese Beispiele zeigen, daß einerseits die Diagnosen der einzelnen Arten von Amöben durchaus unsicher sind (SCHAUDINN, 1903; GRUBER, 1894, 1898), und andererseits, daß die Existenzberechtigung einer besondern Gattung „*Amoeba*“ sowohl im engern als auch im weitern Sinne, nebst den verwandten *Hyalodiscus* HERTWIG et LESSER, *Chaetoproteus* STEIN, *Dactylosphaerium* HERTWIG et LESSER, *Stylamoeba* FRENZEL, *Placopus* F. E. SCHULZE, *Entamoeba* SCHAUDINN, *Paramoeba* SCHAUDINN etc., zweifelhaft bleibt (s. auch DOFLEIN, 1901, p. 16).

PÉNARD (1905), der die Existenz einer besondern Gattung „*Amoeba* EHRBG.“ verteidigt, versucht alle diese Widersprüche zu beseitigen, indem er schreibt (p. 404):

„1. Il existe un grand nombre d'organismes amoebiformes, presque toujours très petits, difficiles à caractériser, qui ne représentent que des états de développement de formes animales ou végétales de différente nature. 2. Il existe un genre *Amoeba*, qui comprend un nombre considérable d'espèces, bien différenciées, mais dont trop souvent encore il est difficile de donner une diagnose suffisamment nette et précise pour que les confusions ne soient pas à craindre.“

PÉNARD unterscheidet also „Pseudo-amibes“ oder amöboide Entwicklungsstadien von den übrigen niedern Organismen, den „Amibes vrais“, obwohl er selbst zugibt, daß die genauern Diagnosen der letztern viel zu wünschen übrig lassen.

Um hier das letzte Wort zu sprechen, müssen wir die Ent-

1) Die Ähnlichkeit im Bau der Amöbenstadien der Myxomyceten mit den als „echte Amöben“ bezeichneten Formen ist wohl bekannt. So weist z. B. VAHLKAMPF (1905) auf die große Ähnlichkeit der Kernveränderungen von *A. limax* mit denjenigen bei *Basidiobolus lacertae* EIDAM hin, besonders nach den neuern Angaben von LÖWENTHAL (1903) und OLIVE (1902) usw.



wicklungsgeschichte der als „Amibes vrais“ zu betrachtenden „Arten“ besser kennen lernen; dies erfordert aber wegen der Schwierigkeiten der Untersuchungen noch jahrzehntelange Forschungen. In den einzigen 3 Fällen, wo wir mehr Tatsachen kennen (der hier angegebene Fall; *A. blattae* nach MERCIER, 1909 und *Paramoeba eilhardii* nach SCHAUDINN, 1896) weichen die Endresultate so weit voneinander ab, daß die Zugehörigkeit aller dieser Formen zu einer Gattung sehr fraglich erscheint. *A. blattae* als parasitische Form konnte leicht ihre Schwärmerstadien verlieren und als abweichende Form betrachtet werden, liefert also auf alle Fälle keine sichern Angaben. *Paramoeba* weicht wegen des Besitzes eines Centrosoms (Nebenkern) von allen andern „Amöben“ ab. Die Entwicklung von *A. flava* GR. ist nicht in allen ihren Entwicklungsstadien bekannt genug, um sichere Schlüsse für die Selbständigkeit der Gattung zu gestatten.

Mir scheint also, daß wir alle diese Formen, zusammen mit den Entamöben-Arten, *A. diploidea*, einigen Amöben NÄGLER's (1909) usw., vorläufig nur in eine größere mehr oder weniger heterogene Gruppe, zu einer Ordnung, den „Amöbozoa“, vereinigen können. Als zweifelhafte Formen schließen sich ihnen alle typischen Vertreter der „Amibes vrais“ im Sinne PÉNARD's an, deren Entwicklungsgeschichte noch weitere Untersuchungen erfordert und deren Selbständigkeit noch offen bleibt [Erdamöben mit der typischen Form *A. terricola* GREEFF, „Amibes à pellicule“ PÉNARD's (1905), Süßwasseramöben mit den typischen Formen: *A. proteus* und *A. respertilio* DOFLEIN (1907) usw.].

Die Stellung der „Amöbozoen“<sup>1)</sup> im System hängt davon ab, welchem Stadium in ihrer Entwicklung — dem amöboiden oder dem flagelloiden — wir das größte Gewicht beilegen wollen.

Da die Flagellaten eine selbständige Gruppe darstellen, be-

---

1) Der Entwicklungsgang der „Amöbozoen“ verläuft auf verschiedenen Wegen; charakteristisch ist jedoch der Generationswechsel mit der Schwärmergeneration (flagelloiden Stadien). Hier haben wir eine ähnliche Erscheinung, wie es bei höhern Metazoen der Fall ist, z. B. bei den Würmern, wo die Vertreter einer gut abgesonderten Gruppe verschiedene Entwicklungswege aufweisen. Einige Vertreter der Gruppe behalten die Larvenstadien bei, die über den Ursprung der Gruppe Auskunft geben; die übrigen dagegen verlieren aus verschiedenen Gründen diese Stadien und erhalten einen andern Entwicklungsgang, direkte oder indirekte Entwicklung mit sekundären Larvenstadien, wobei sie von den ursprünglichen Formen manchmal bedeutend abweichen (z. B. die Nemertinen, Trematoden, Turbellarien oder Enteropneusten).

züglich deren Selbständigkeit keine Zweifel bestehen können, amöboide Stadien dagegen bei ganz verschiedenen Organismen auftreten, so scheint mir das flagelloide Stadium wichtiger als das amöboide. Wir müssen die „Amöbozoen“ demnach von den Flagellaten abstammen lassen und im System neben die übrigen von BÜTSCHLI (1880—82), BLOCHMANN (1895), DOFLEIN (1902) und PROWAZEK (1902) aufgestellten Ordnungen der Protomonadina BLOCHM., Polymastigina B. u. BL., Euglenoidea KLEBS, Chromomonadina BLOCHM., Phytomonadina BLOCHM. und Binucleata HARTM. als provisorische 7. Ordnung stellen.

## II. Bemerkungen über *Nucleophaga*.

Ende Juni 1909 traten in einigen Seeaquarien in Neapel ziemlich große einkernige Amöben (Fig. 43) plötzlich sehr zahlreich auf. Sie waren alle mit ziemlich großen, mit hellem Hof umgebenen Kernen (*K*) versehen und besaßen ein breites hyalines Ectoplasma (*Ect*), welches von dem körnigen dunklern Endoplasma (*End*) leicht zu unterscheiden war. Eine Pellicula war nicht vorhanden; die Pseudopodien (*Pp*), in welche sich das Endoplasma nicht fortsetzte, waren stets kurz und lappig, ohne Endverzweigungen. Im ruhenden Zustande erreichten die Amöben bis  $650\ \mu$  im Durchmesser. Die Größe der bläschenförmigen Kerne variierte zwischen  $60$  und  $75\ \mu$ .

Im ganzen wurden mehr als 50 Exemplare von diesen Amöben gesammelt, um damit Versuche und Untersuchungen über ihre weitere Entwicklung anzustellen. Sie wurden in mehrere Portionen getrennt in besondern Uherschalen aufbewahrt. Die Versuche wurden jedoch eingestellt, da ich bald bemerkte, daß in einem Glas eine Epidemie von Riesenkernbildungen begann (Fig. 44), die sich später auf die Hälfte der Uhrgläser mit Amöben verbreitete. Ich benutzte deshalb alle zu meiner Verfügung stehenden einkernigen Amöben zu Versuchen mit dieser interessanten Erscheinung, ohne ihre Art genauer zu bestimmen.

Die Epidemie entwickelte sich in den schon infizierten Proben von Amöben sehr rasch. Dort wo Exemplare vorhanden waren, bei welchen die Kerne schon angeschwollen waren (z. B. bis  $100\ \mu$ ), waren diese bis zum nächsten Tage bereits 3—4mal so groß geworden (d. h. sie erreichten bis zu  $450$ — $480\ \mu$ ). Wegen den sehr geringen Dimensionen der Epidemieerreger konnte von direkten Ver-

suchen mit künstlicher Infektion der Amöben natürlich nicht die Rede sein. Ich war nur imstande festzustellen, daß, wenn ein Exemplar mit sehr großem Kern in ein Glas, in dem sich nur gesunde Amöben befanden (mindestens mit normal großen Kernen), übertragen wurde, bei den übrigen eine deutliche Kernhypertrophie nach 5—7 Tagen sich einstellte. Solche Versuche stellte ich 3mal an und stets mit gleichem Resultat. Die Inkubationsperiode(?) dauert also ungefähr eine Woche, was für ein so kleines Tier wie *Amoeba* eine sehr lange Zeit ist.

Die Tiere, bei welchen der Kern nur schwach anschwell, bewegten sich ganz wie die normalen Tiere; die aber, bei welchen der Kern sehr groß war, bewegten sich äußerst langsam und erinnerten an Amöben vor der Encystierung: bei ihnen waren die Pseudopodien meistens zurückgezogen, und aus dem Endoplasma wurden alle fremden Einschlüsse ausgestoßen.

Die Kerne der Amöben (Fig. 45) besitzen eine deutliche Membran (*Km*) und ein sehr scharf ausgesprochenes Kerngerüst, in dessen Maschenknoten große Chromatinkörper eingelagert sind. Ein ausgesprochener Nucleolus (*Nc*) tritt nicht bei allen Kernen auf. Keine der von mir beobachteten Amöben wurde in Teilung gefunden; die Kerne aller gesunden Exemplare ähneln sich im allgemeinen.

Fixiert wurden die Amöben mit SCHAUDINN'scher Flüssigkeit (Sublimat + Alk. abs., 2:1); die Untersuchung wurde ausschließlich an Schnittserien ausgeführt. Als Färbemittel erwiesen sich als am geeignetsten: HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin, Färbung nach GIEMSA, die MANN'sche und FASOLI'sche Methode (1904) für NEGRI'sche Körper.

Kernparasiten bei Amöben wurden schon öfters beobachtet, aber erst im Jahre 1895 gab DANGEARD die erste systematische Beschreibung derselben. Er beobachtete bei *A. proteus* eine Kernhypertrophie, hervorgerufen durch einen besondern Parasiten, den er als *Nucleophaga amoebae* bezeichnete. Diese ist nach DANGEARD eine den Chytridiaceen verwandte Pilzform. Später wurden ähnliche Parasiten von GRUBER (1904) bei *A. viridis*, von PÉNARD (1905) bei *A. terricola* und *A. sphaeronucleolus*, von DOFLEIN (1907) bei *A. vespertilio* und von MERCIER (1909) bei *A. blattae* beobachtet. In allen diesen Fällen tritt der Parasit zuerst im Kern auf und ruft eine starke Hypertrophie derselben hervor, so daß zum Schluß nur eine aus einzelnen Parasiten bestehende Zentralmasse und eine Kern-



membran übrig bleiben. Das gesamte Kerninnere wird von den Parasiten absorbiert. Über die weitere Entwicklung sind die Ansichten der Forscher nicht übereinstimmend. Nach DANGEARD bilden sich hierauf kuglige Sporen; nach GRUBER bestehen die Sporen aus 5—6 Kügelchen, die an einem Zentralkorn angeheftet sind, so daß eine Art von Rosette entsteht; nach PÉNARD endlich kann man die Zentralmasse als ein Sporangium betrachten, in dem die kugligen Sporen eingeschlossen sind. Dieser letztere Forscher beobachtete ebenfalls größere Kügelchen, in die 4—6 kleinere miteinander zu einer Rosette verbundene Körnchen eingelagert sind.

DOFLEIN beobachtete während der Bildung von Riesenkernen bei *A. respertilio* zweierlei Parasiten. Der eine ähnelte der von DANGEARD beschriebenen *Nucleophaga* mit Sporenbildung, der andere besaß eine Entwicklung mit zweigeißligen Schwärmern, nach deren Copulation eine kleine Amöbe entsteht. Letzterer Fall erinnert an die merkwürdige *Allogromia*, die zuerst von CARTER (1863), dann von WALLICH (1863, 1863<sup>2</sup>), BUCK (1873), SCHAUDINN (1903) und ROBERTSON (1905) beobachtet und deren Entwicklungskreis von PRANDTL (1907) genauer untersucht wurde. Nach PRANDTL entstehen aus den Kernparasiten besondere freilebende Thecamöben mit dünner Schale und einem Kern. Dieses etwas unerwartete Resultat bedarf aber noch der Bestätigung. Es zeigt jedoch, daß der von DOFLEIN beobachtete Parasit mit Schwärmerstadien kaum mit der *Nucleophaga* DANGEARD's verglichen werden kann und daß beide Parasitenformen nichts miteinander zu tun haben.

Alle diese Kernparasiten erschweren bedeutend die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte und die Aufstellung der Art-diagnose der betreffenden Amöben, worauf auch schon DANGEARD und PÉNARD hingewiesen haben.<sup>1)</sup>

Die von mir beobachtete Form zeigte im allgemeinen sowohl in den Veränderungen der Amöbenkerne wie auch in ihren Entwicklungsstadien die gleichen Erscheinungen wie die *Nucleophaga* DANGEARD's, so daß ich denselben Gattungsnamen für sie beibehalte. Wegen der Kürze der Angabe bei den frühern Forschern fällt es schwer, sich mit Sicherheit über den Artnamen auszusprechen. Auch alle Unterschiede zwischen meiner Form und der *Nucleophaga* der

---

1) So erwies sich z. B. *Ovramoeba* LEIDY (1875) später als eine von Saprolegniaceen infizierte einfache Amöbe. Ähnliches ereignete sich mit vielen andern Gattungen, so z. B. *Longicauda amoebina* KOROTNEFF etc.



andern Autoren lassen sich leicht durch ungenügende Beschreibungen derselben erklären.

---

Nach vergleichender Untersuchung aller von mir gemachten Präparate gelang es mir, folgenden Entwicklungszyklus von *Nucleophaga sp.* aufzustellen.

Die jüngsten beobachteten Stadien haben das Aussehen eines Komplexes von 4 äußerst kleinen Kügelchen, die in Gestalt einer Rosette miteinander verbunden sind (primäre Rosette; *Rs*, Fig. 45 u. 54). Solche Rosetten liegen stets frei im Kernsaft zwischen den Chromatinbälkchen des Kernes und treten stets in geringer Zahl auf. Von den Kügelchen (primitiven Kügelchen, Fig. 55) berühren sich 2 mit ihren Rändern, die übrigen 2 liegen seitlich zwischen ihnen (*kgl*, Fig. 54). Sehr selten wurde der Zerfall der Rosette in einzelne, frei im Kernsaft liegende primitive Kügelchen beobachtet (Fig. 55). Die Kügelchen färben sich überhaupt sehr schwach, dabei stärker an der Peripherie als im Zentrum, woher sie das Aussehen kleiner Bläschen erhalten. Sie sind stärker lichtbrechend als der Kernsaft. Ihr Durchmesser erreicht bis  $\frac{1}{2} \mu$ , derjenige der ganzen Rosette mehr als  $1 \mu$ .

In den Kulturen, wo gesunde und infizierte Amöben beieinander waren, konnte ich, abgesehen von Rosetten und weitem Stadien, keine einfachen Einschlüsse in den Kernen<sup>1)</sup> finden. Wie aus dem weiter ausgeführten Entwicklungsgang der Infektion hervorgeht, müssen die ersten Stadien der Infektion aus dem Wasser in die Amöben eindringen, also zuerst in ihr Plasma gelangen. Da aber bei gesunden oder nur mit schwach angeschwollenen Kernen versehenen Amöben noch zahlreiche Einschlüsse vorhanden sind, ist es nicht möglich, die äußerst kleinen Infektionskörper von denselben zu unterscheiden.

In dem folgenden Stadium der Kerninfektion (Fig. 46) treten im Kerne zahlreiche und unregelmäßig zerstreute Kügelchen (*Kgl*) auf, aber nicht in dem Kernsaft, zwischen den Chromatinbälkchen,

---

1) Die erwähnten, frei im Kernsaft liegenden primitiven Kügelchen (Fig. 55) betrachte ich deshalb als Zerfallsprodukte der Rosette und nicht als erste Infektionsstadien, da sie nur in solchen Kernen gesehen wurden, wo einerseits schon mehrere Rosetten vorhanden waren und andererseits einige spätere Stadien der Entwicklung zugegen waren. Sie sind wahrscheinlich als Übergangsstadien zwischen beiden zu betrachten.

sondern in der Chromatinsubstanz oder in dem Nucleolus selbst (*Nc*). Diese Kügelchen (sekundäre Kügelchen) sind gruppen- oder reihenweise angeordnet, stehen miteinander in Berührung und sind ihrer Größe nach den primitiven Kügelchen der Rosette vollständig gleich. Sie färben sich aber sehr intensiv mit Farbstoffen und haben dann das Aussehen von schwarzen dunklern Körnern, die vollständig homogen sind (Fig. 56 u. 57).

Solche Kügelchen beginnen bald den Kern auszufüllen (Fig. 47) und treten massenhaft nicht nur in den Chromatinkörnern des Kernes, sondern auch in dem Kernsaft auf, sowohl vereinzelt, isoliert, wie auch in kleinen Häufchen. Am häufigsten sammeln diese sich im Zentrum des Kernes (Fig. 48) zu einer größeren Masse, die bald das ganze Kerninnere bis zur Kernmembran verdrängt (Fig. 49). Es bleibt zum Schluß nur eine schmale periphere Zone des Kernes frei von Kügelchenkomplexen (*Km*).

Bis zu diesem Stadium bleibt die Kerngröße noch normal; auch die Kügelchen erleiden keine Veränderungen. Nachdem der Kern vollständig ausgefüllt ist, beginnt jedoch eine sehr rasch vorschreitende Vergrößerung des Kernes (Fig. 50); an diesem letztern bleibt, abgesehen von einem kompakten Zentralkomplex von Parasiten, nur eine stark ausgedehnte Membran (*Km*, Fig. 51) zu erkennen. Auch die Kügelchen erleiden eine Veränderung. Wenn der Kern schwach vergrößert ist (Fig. 50), beginnen die sekundären Kügelchen an Größe zuzunehmen. Man kann dann in ihrem Innern leicht eine stärker gefärbte Peripherie (*Kgl*, Fig. 58) und eine schwächer gefärbte zentrale Partie unterscheiden. Sie bekommen dann das Aussehen von bläschenförmigen Kügelchen und erreichen bis  $1\frac{1}{2} \mu$  im Durchmesser. In stark hypertrophierten Kernen, wo die Kernmembran sehr dünn und ausgedehnt ist (Fig. 51), treten neben den bläschenförmigen Kügelchen (Fig. 58) auch noch andere auf, bei welchen die periphere, sich stärker färbende Schicht in einzelne Körnchen zerfällt (Fig. 59); diese letztern bleiben innerhalb der Kügelchen eingeschlossen (Kügelchen mit peripheren Körnchen).

Die Zahl der Körnchen ist stets entweder 5 oder 7, wobei diese in einem Kreis um eine schwach färbbare mittlere Partie des Kügelchens herum angeordnet liegen (Fig. 59).

In sehr stark hypertrophierten Kernen finden sich auf Schnitten 2 Arten von Kügelchen:

1. die bereits erwähnten Kügelchen mit 5—7 peripheren Körnchen (Fig. 59).

2. Kügelchen mit 5—7 peripheren Körnchen und einem sehr kleinen zentralen Korn (*Ok*, Fig. 60).

Der Durchmesser aller dieser 2 Typen von Kügelchen ist fast gleichgroß,  $1\frac{1}{2}$ —2  $\mu$ . Hier haben wir also ein neues Entwicklungsstadium der Kügelchen — mit peripheren Körnchen und einem Zentralkorn. Wenn die Kerne äußerst stark angeschwollen sind, platzt die bis dahin erhaltene Kernmembran auf. Zu dieser Zeit beginnt auch die Ausstoßung der kleinen Körnchen aus den Kügelchen nach außen, da neben den Kügelchen mit den Körnchen jetzt noch einerseits einzelne kleinere freie Körnchen (*Kn*, Fig. 61), andererseits Kügelchen nur mit einem Zentralkorn auftreten (Fig. 61 u. 62). Sowohl die freien Körnchen als auch die Kügelchen wandern sämtlich in das Plasma hinein (*Kgl*, Fig. 52). Die Kügelchen sammeln sich zu Komplexen und füllen das Endoplasma sehr stark an, so daß die von ihnen eingenommenen Stellen als dunklere Massen erscheinen (*Kgl*, Fig. 53). Bei den meisten Kügelchen hat das Zentralkorn das Aussehen eines großen Punktes (Fig. 62), bei einigen dagegen ist er verlängert (Fig. 63; Vorbereitung zur Teilung?); es sind sogar manchmal 2 Körnchen in einem Bläschen eingelagert, die miteinander durch einen schmalen Verbindungsstrang verbunden sind (Fig. 64). Zwei voneinander vollständig getrennte Körner in einem Kügelchen werden dagegen niemals beobachtet. Nach GIEMSA färbt sich die Oberfläche des Kügelchens hellblau, das Zentralkorn rot; die Zwischensubstanz bleibt ungefärbt.

Was die freien Körnchen betrifft, so teilen sie sich sukzessive in stets kleiner werdende Stückchen und haben dann das Aussehen von kleinern Pünktchen (Fig. 65a u. b). Die kleinsten Körnchen, die noch bei Imm. 2 mm, Ok. 12 sichtbar sind, haben stets eine längliche Gestalt, wie kurze und feine Striche (Fig. 65c).

Nach dem Zerreißen der Kernmembran degenerieren die Reste des Kerns äußerst schnell, was das sofortige Absterben der Amöben hervorruft. Den weiteren Verlauf der Entwicklung habe ich aus diesem Grunde nicht verfolgen können. Ein Zusatz von Wassertropfen aus den Uhrgläsern, wo die Amöben nach der Kernhypertrophie starben und zerflossen, in die Uhrgläser mit frischen Amöben bewirkte eine weitere Verbreitung der Epidemie. In den Trocken-



präparaten des Wasserinhalts der Uhrgläser, wo die Amöben starben, konnte ich jedoch keine Spur der Erreger auffinden.

Was die feinere Struktur aller hier betrachteten Stadien betrifft, so konnte ich nur in den größern Kügelchen mit Zentralkorn eine Andeutung eines feinern Wabenbaues bemerken. Für das Studium der betreffenden Stadien von *Nucleophaga* mußte ich mich wegen deren Kleinheit mit der Anwendung der allgemeinen Färbungsmethoden begnügen. Die für Protoplasma überhaupt charakteristischen Farben gestatten nur das Innere der bläschenförmigen Kügelchen sowie dasjenige der Kügelchen mit Zentralkorn zu färben. Die übrigen Stadien bleiben entweder vollständig ungefärbt, oder sie färben sich nur äußerst schwach (so z. B. das Innere der Kügelchen mit peripheren Körnchen). Die für Kernstoffe spezifischen Farben dagegen färben die sekundären Kügelchen, die peripheren Körnchen, das Zentralkorn und die frei im Plasma liegenden Körnchen sehr intensiv. Die bläschenförmigen Kügelchen färben sich mit Kernfarbstoffen sehr stark an der Peripherie, im Zentrum dagegen bleiben sie fast ungefärbt (Fig. 58b). Sie bestehen also aus 2 Schichten: einer äußern peripheren, die aus Kernsubstanzen besteht, und einer Zentralmasse, die dem Plasma ähnlich ist, da sie sich mit Hämotoxylin und Bleu de Lyon schwach färbt. Die primitive Rosette färbt sich nur durch Kernfarbstoffe allein ziemlich schwach.

Als den Zellen entsprechende Gebilde haben wir es hier demnach nur mit Kügelchen mit peripheren Körnchen und Zentralkorn zu tun; die Zentralkörner kann man als den Kernen analoge Gebilde betrachten. Die sekundären Kügelchen und die freien Körnchen sind als nackte Kerne zu betrachten.

---

Der ganze von mir beobachtete Entwicklungsgang von *Nucleophaga* sp. besteht also aus folgenden Stadien:

- A. In den Kernen von normaler Größe.
  1. Primäre Rosette aus 4 primitiven Kügelchen (Fig. 54).
  2. Sekundäre Kügelchen (Fig. 57).
- B. In hypertrophen Kernen.
  3. Bläschenförmige Kügelchen (Fig. 58).
  4. Kügelchen mit 5—7 peripheren Körnchen (Fig. 59).
  5. Kügelchen mit peripheren Körnchen und einem Zentralkorn (Fig. 60).



6a. Kügelchen nur mit Zentralkorn (Fig. 62),

b. freie Körnchen (*Kn*, Fig. 61).

C. Im Protoplasma.

7. Kügelchen mit punktförmigen länglichen oder doppelten Zentralkörnern (Fig. 63–64).

8. Sukzessive durch Querteilung kleiner werdende freie Körnchen (Fig. 65a–c).

D. Im Wasser.

9. Frei gewordene Elemente, die weitere Infektion hervorrufen (unbekannt).

Wir haben also zum Schluß der wahrnehmbaren Entwicklung Gebilde von zweierlei Art vor uns: große, bis ca.  $2\mu$  dicke Kügelchen mit Zentralkorn (Fig. 64) und kleinste, an der Grenze der Sichtbarkeit stehende längliche Körnchen (Fig. 65c). Ob wir es hier mit weiblichen und männlichen Elementen zu tun haben und ob die primitive Rosette deren Copulationsprodukt darstellt und mit den Pilzsporen vergleichbar ist, bleibt eine noch offene Frage.

Ich halte es jedoch für geboten, ganz besonders auf die große Ähnlichkeit hinzuweisen, welche zwischen allen hier betrachteten Stadien von *Nucleophaga* und den erst in allerletzter Zeit bekannt gewordenen Erregern einer Reihe typischer längst bekannter Infektionskrankheiten existiert. Es sind dies die Chlamydozoen von PROWAZEK (1907), die Erreger von Pocken (Vaccine, Variola), Varicelle, Scharlach, Trachom, Tollwut, Lippenkrankheit der Barben, Hundestaupe, Hühnerpest, Maulseuche, Molluscum contagiosum, Epitheliom der Vögel, Gelbsucht der Seidenraupen und der Klauenseuche.

Bei all diesen Krankheiten wird zuerst das Zellinnere von den kleinsten an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Mikroorganismen angegriffen. Dasselbe reagiert auf das Virus der Erreger mit einer Hyperproduktion von besondern, morphologisch differenzierten Substanzen der Zelle, die mit der Kernsubstanz nahe verwandt sind, was wiederum spezifische Veränderungen hervorruft, welche die Krankheit charakterisieren.<sup>1)</sup> Die Erreger dieser Krankheiten sind wegen ihrer zu geringen Dimensionen nicht in allen Fällen mit Sicherheit nachweisbar; ihr Erkennen wird noch dadurch erschwert,

---

1) Sogenannte GUARNERI'sche Körper bei Variola und Vaccine, NEGRI'sche Körper bei Tollwut, MALLORI'sche Cyclasterien bei Scharlach, BOLLE'sche polyedrische Körperchen bei der Gelbsucht der Seidenraupen.

daß an den von ihnen angegriffenen Stellen sich zahlreiche andere Mikroorganismen reichlich entwickeln. Die Anwesenheit der letztern macht es oft unmöglich, den echten Erreger zu finden. Das Vorhandensein von unsichtbaren Stadien der Krankheitserreger, die durch das Filter leicht passieren können und auf deren Existenz wir nur nach äußern Krankheitssymptomen schließen können, unterliegt nach dem jetzigen Stande des bakteriologischen und protozoologischen Wissens keinem Zweifel: nicht organisierte Gifte (z. B. Schlangengift, Pilzgift, Blutvergiftung durch Mineralstoffe) können keine Infektionskrankheiten hervorrufen, sondern nur eine lokale Intoxikation, die nicht weiter übertragbar ist (s. JOEST, 1902, auch GRIGORIEW, 1897 und CENTANNI, 1902). Deshalb müssen wir in allen Fällen, wo die Anwesenheit des Erregers noch nicht festgestellt, der epidemische Charakter der Krankheit aber nachgewiesen ist, die Existenz von spezifischen Mikroorganismen annehmen; wenn dabei die äußern Erscheinungen und der allgemeine Verlauf mit den oben erwähnten durch Chlamydozoen hervorgerufenen Erkrankungen eine Ähnlichkeit zeigen, so können wir dieselben ebenfalls zu diesen rechnen, wie z. B. die Mosaikkrankheit des Tabaks (KONING, 1899, 1900)<sup>1)</sup>, die Peripneumonie der Rinder (NOCART, ROUX usw., 1899), süd-afrikanische Pferdesterbe (MC FADYEAN, 1900), sog. myxomatogenous Virus SANARELLI's (1898) usw. Auch das gelbe Fieber scheint zu dem Kreis dieser Erscheinungen zu gehören; obwohl sein Erreger noch ganz unbekannt ist,

---

1) Der Streit über den „unvisiblen“ Krankheitserreger ist besonders in bezug auf die Ursache der Mosaikkrankheit des Tabaks von Interesse. IWANOWSKI (1899—1903) sprach zuerst die Vermutung aus, daß wir es hier mit jenseits der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Organismen (oder deren Entwicklungsstadien) zu tun haben. KONING (1899) verglich dieselben mit den Tollwut- oder Hühnerpesterregern. HUNGER (1904, 1905<sup>1</sup> u. 1905<sup>2</sup>) teilte diese Auffassung nicht und betrachtete die Mosaikkrankheit, die äußerst ansteckend ist, als eine epidemische Stoffwechselstörung. BELJERINCK (1899) aber stellte eine ganze Theorie über das Vorhandensein eines „contagium fluidum vivum“ auf, einer nicht organisierten unsichtbaren, aber lebenden Flüssigkeit, durch welche die Epidemie hervorgerufen wird. Da wir uns aber über das Wesen und über die Existenzbedingungen dieser Flüssigkeit keine Vorstellung machen können (es gibt nämlich keine nicht organisierte und dabei lebende Substanz), so müssen wir uns unter dem *contagium* BELJERINCK's nur eine Art von „Imponderabilien“ im Sinne der alten Physiker vorstellen, was schon in das Gebiet der reinsten Phantasie gehört, wie sie in der Wissenschaft keinen Platz finden kann.

lassen doch alle äußern Symptome und besonders seine Verbreitung durch die *Stegomyia* keinen Zweifel über die Existenz eines besondern Mikroorganismus aufkommen.

Von allen bis jetzt bekannten oder vermutlichen Chlamydozoen kann man *Nucleophaga* speziell mit den Erregern der Tollwut, des Trachoms und der Hühnerpest vergleichen [außerdem ist eine Ähnlichkeit zwischen *Nucleophaga* und den Erregern der Varicella aus Ost-Afrika nach KEYSSELITZ u. MAYER (1909) und den Pockenerreger — *Cytoryctes variolae* — nach CALKINS (1904) nicht ausgeschlossen].

Unsere Kenntnisse von dem Tollwuterreger datieren aus neuester Zeit, obwohl GRIGORJEW schon 1897 die Vermutung ausgesprochen hat, daß derselbe ein Protozoon ist, nicht aber eine Bacterie, wie bis jetzt angenommen wurde (s. BABES, 1900).

Trotz der kolossalen Literatur und der sichern Hilfsmittel ist es erst im Jahre 1903 NEGRI gelungen, den wahren Erreger zu entdecken, (1903<sup>1</sup>), was hiernach durch seine Schüler bestätigt wurde (D'AMATO, 1904; LUZZANI, 1904; VOLTINO, 1904). Die genauern Untersuchungen von NEGRI selbst (1903<sup>2</sup>, 1905, 1907), welcher den Erreger als *Neurocytes hydrophobiae* [CALKINS] bezeichnete und zu den sporozoen-ähnlichen Organismen rechnete, sowie diejenigen anderer Forscher, wie BOHNE (1906), SCHIFFMANN (1906<sup>2</sup>) u. A., lassen keine Zweifel mehr über die wahre Natur des Erregers bestehen. Derselbe hat das Aussehen von gruppenweise im Plasma angeordneten bis  $\frac{3}{4} \mu$  breiten Kugelchen mit einem Zentralkorn. Nach GIEMSA färbt sich die Oberfläche des Kugelchens schwach bläulich, das Zentralkorn rötlich-bräunlich (NEGRI, 1909, fig. 40—48, tab. 3). VOLTINO (1904) betrachtet nur das Zentralkorn als den wahren Erreger, als ein dem Kern ähnliches Gebilde; die sich färbende Oberfläche dagegen kann nach ihm bloß sekundär im Plasma entwickelt sein als eine Hülle desselben. Das Zentralkorn teilt sich, so daß in einer „Hülle“ entweder 2 gleich große Körner oder 1 größeres und mehrere (bis 5) kleinere Körnchen vorhanden sein können. Es tritt auch der Zerfall des ganzen Körpers ein, und die Zentralkörner teilen sich sukzessive in kleinere Körnchen. Die meisten Forscher, die denselben Erreger untersuchten, beschränkten sich auf die allgemeine Bezeichnung desselben als NEGRI'scher Körper, ohne seiner genauern Stellung im System nachzuforschen. NEGRI (1909) selbst vergleicht ihm mit den Malariaparasiten.

Wir haben hier also, wie bei *Nucleophaga*, Kugelchen mit einem oder mehreren innern Körnchen, die sowohl innerhalb derselben wie



auch nach dessen Zerfall frei ins Plasma der Wirtszelle einwandern und sich in kleinere Körnchen teilen (s. z. B. LUZZANI, 1904, fig. 4 u. 5).

Was das Trachom betrifft, so wurde sein Erreger bereits von GREEFF, FROSCH und CLAUSSEN (1907) vermutet, mit Sicherheit aber erst 1907 von PROWAZEK u. HALBERSTÄDTER nach Versuchen mit künstlicher Übertragung auf Menschenaffen festgestellt (PROWAZEK, 1907). Die Trachomerreger haben das Aussehen von kleinen Kügelchen, die in die Kerne der betroffenen Epithelzellen einwandern, wo sie sich dicht neben den Kernen ansammeln und anfänglich eine Anzahl sehr kleiner durch Teilung sich fortpflanzender Pünktchen (Initialkörper) bilden.

Die Initialkörper des Trachoms stimmen vollständig mit den kleinen freien Körnchen der *Nucleophaga* in den letzten Stadien der Kernhypertrophie überein.

Bei der Hühnerpest haben wir in den betroffenen Zellen des Nervensystems ovale Gebilde, in die kleinere sich stärker färbende Körnchen, ein zentraler und mehrere (bis 8) periphere, eingeschlossen sind (KLEINE, 1906; SCHIFFMANN, 1906; PROWAZEK, 1908). Diese Körperchen erinnern an die Kügelchen mit peripheren und einem zentralen Körnchen bei *Nucleophaga*.

In bezug auf die äußern Krankheitserscheinungen (Kernveränderungen, Einwanderung in das Plasma) wie auch auf die Form der Erreger, ihre Kleinheit und viele andere übereinstimmende Merkmale kann man *Nucleophaga*, meiner Ansicht nach, nur mit den Chlamydozoen, speziell mit den Tollwut-, Trachom- und Hühnerpest-Erregern, nicht aber mit pilzähnlichen Organismen vergleichen. Eine weitere Ähnlichkeit mit den Pocken und Varicella bestätigt noch diese Vermutung.

Als die wichtigsten Unterschiede können angesehen werden:

1. der parallele Entwicklungsgang der Kügelchen und der Körnchen nach dem Zerfall des Kernes;
2. das Vorhandensein der primären Rosette;
3. die Anhäufung der Körnchen im Zentrum des Kernes zu einem Komplex.

Da aber viele Einzelheiten der Entwicklung der Chlamydozoen noch unbekannt bleiben, sind diese Unterschiede vorläufig ohne große Bedeutung.

Alle Chlamydozoen kann man leicht in solche einteilen, deren Virus durch das Filter nicht hindurchgeht, und solche, deren Virus



sogar durch poröse Kerzen leicht filtrierbar ist (CENTANNI, 1902). Die erstern sind größer und besitzen also Entwicklungsstadien, welche noch innerhalb der Grenzen der Sichtbarkeit bleiben; die letztern, zu denen die Maul- und Klauenseuche (LOEFFLER u. FROSCH, 1898), die Hühnerpest (d. h. alle Erreger, die noch nicht mit Sicherheit beobachtet wurden), gehören, haben entweder ihren gesamten Entwicklungszyklus außerhalb der Grenzen der Sichtbarkeit, oder aber sie besitzen einige Stadien, die sichtbar sind. Als Grenze der Sichtbarkeit kann man hier  $\frac{1}{10} \mu$  annehmen.<sup>1)</sup>

Eine Mittelstellung zwischen beiden Gruppen nimmt *Nucleophaga* ein, die, wie aus Fig. 65a—c zu ersehen ist, weiter „ultravisibel“ Stadien besitzen kann, in den übrigen Stadien aber eine Größe von  $2 \mu$  erreicht.

Was die Stellung der Chlamydozoen im System betrifft, so betrachtet PROWAZEK (1907) sie als eine zwischen den Bakterien und den Protozoen stehende Gruppe; dieser Autor spricht sich aber auch dafür aus, daß eine Ähnlichkeit derselben mit solchen Kernparasiten wie der *Allogromia* PRANDTL'S (1907) oder den Riesenkernerregern DOFLEIN'S (1905) nicht ausgeschlossen ist. Weitere Untersuchungen über die *Nucleophaga*-ähnlichen Formen können uns den Weg zeigen, wie die so überaus eigentümliche Gruppe an der Grenze der Sichtbarkeit stehender Organismen, wie es die Chlamydozoen sind, ihren Ursprung genommen hat. Ich persönlich bin auf Grund des Vorhandenseins der bläschenförmigen Kügelchen in der Entwicklung von *Nucleophaga* der Ansicht, daß deren Ausgangsform den Cyanophyceen nahe steht und daß auch Beziehungen zu den Bakterien (wegen der intensiven Färbbarkeit vieler Stadien nur mit typischen Kernfarbstoffen) nicht ausgeschlossen sind.

---

1) Da aber die Größe der Proteinmoleküle nach den neuesten Untersuchungen von STEMPELL (1909)  $2,6 \mu\mu$  beträgt, so haben wir hier noch ein weites Gebiet für verschiedene Übergänge in der Größe, die vielleicht mit den neuern Ultramikroskopen erkennbar sein werden.

---

### Anmerkung während der Korrektur.

Während des Druckes erschien die Arbeit von E. CHATTON et A. BRODZKY über einen pilzähnlichen Parasiten in dem Protoplasma der Amöben (Le parasitisme d'une Chytridinée du genre *Sphaerita* DANGEARD chez *Amoeba limax* DUJARD., in: Arch. Protistenk., Vol. 17, p. 1, 1909). Dieser zeigt so viel Ähnlichkeit mit den niedern Pilzen, daß über seine Stellung im System kaum noch ein Zweifel existieren kann. Obwohl die Autoren den genannten Parasiten mit der *Nucleophaga* DOFLEIN's zu vergleichen versuchen, ist dieser Vergleich vollständig unzulässig, da bei ihren *Sphaerita* sp. die oben beschriebenen für *Nucleophaga* so charakteristischen Entwicklungsstadien (wie primäre Rosette, Kügelchen mit Körnchen etc.) vollständig fehlen. Wie man aus Entwicklungszyklen aller Parasiten der Amöben leicht erkennen kann, gehören sie zu den ganz verschiedenen Gruppen, die miteinander nichts gemein haben: *Sphaerita* gehört zu den Chytridiaceen, *Allogromia* zu den Rhizopoden, *Nucleophaga* zu den Chlamydozoen, *Chytridiopsis* zu den Flagellaten usw. Deshalb ist es ganz unnötig, die Einheitlichkeit der Krankheiten der Amöben auszusuchen.

---

**Literaturverzeichnis.**

- AWERINZEFF, S., Ueber die Teilung bei *Amoeba proteus*, in: Zool. Anz., Vol. 27, p. 339, 1904.
- BABES, V., Die Lehre von der Hundswut zu Ende des 19. Jahrhunderts, in: Berlin. klin. Wochenschr., Vol. 37, p. 15, 1900.
- BEIJERINCK, M., Ueber ein Contagium vivum fluidum als Ursache der Fleckenkrankheit der Tabaksblätter, in: Ctrbl. Bakteriöl., Abt. 2, Vol. 5, p. 305, 1899.
- BLOCHMANN, F., Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. I. Protozoa, 2. Aufl., Hamburg 1895.
- BOHNE, A., Die NEGRI'schen Körperchen und ihre Bedeutung für die Diagnose der Tollwut, in: Ztschr. Infektionsk. Paras. Haustiere, Vol. 2, p. 229, 1906.
- BOTT, R., Ueber die Fortpflanzung von *Pelomyxa palustris*, in: Arch. Protistenk., Vol. 8, p. 120, 1906.
- BUCK, E., Einige Rhizopodenstudien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, 1877.
- BÜRGER, O., Estudios sobre Protozoos Chilenos del agua dulce, in: Ann. Univ. Chil., 1906.
- BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, 1877.
- , Protozoa, in: BRONN, Klass. Ordn. Thierr., Vol. 1, Leipzig u. Heidelberg 1880—1882.
- CALKINS, G., The protozoan nucleus, in: Arch. Protistenk., Vol. 2, p. 213, 1903.
- , The life history of *Cytoryctes variolae* GUARNIERI, in: Journ. med. Research, Vol. 11, p. 136, 1904.
- , Evidences of a sexual-cycle in the life-history of *Amoeba proteus*, in: Arch. Protistenk., Vol. 5, p. 1, 1905.
- CALKINS, G., The fertilization of *Amoeba proteus*, in: Biol. Bull., Vol. 13, p. 218, 1907.

- CARAZZI, D., Ricerche sul plancton del Lago Fusaro in rapporto con l'ostricoltura, in: Boll. Not. agrarie, Vol. 22, p. 270, 1900.
- CARTER, H., On *Amoeba princeps* and its reproductive cells, compared with *Aethalium*, *Pythium*, *Mucor* and *Achlya*, in: Ann. Mag. nat. Hist. (3), Vol. 12, p. 30, 1863.
- CASAGRANDE, O. e C. BARBAGALLO, *Entamoeba hominis* s. *Amoeba coli*, in: Ann. Igiene sperim., Vol. 5, p. 103, 1897.
- CENTANNI, E., Die Vogelpest. Beitrag zu dem durch Kerzen filtrierbaren Virus, in: Ctrbl. Bakteriolog., Abt. 1, Vol. 51, Orig., p. 145, 1902.
- CRAIG, C., Observations upon Amebas infecting the human intestine etc., in: Amer. Med., Philadelphia, Vol. 9, p. 854, 1906.
- D'AMATO, I corpi di NEGRI in rapporto all'etiologia e alla diagnosi della rabbia, in: La Rif. med., 1904, No. 23.
- DANGEARD, P., Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma, in: Le Botaniste, Vol. 4, 1894—1895, p. 199.
- , Etude de la karyokinèse chez l'*Amoeba hyalina* n. sp., ibid., Vol. 5, p. 49, 1900.
- DÖPFLEIN, F., Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger, Jena 1901 (2. Aufl., Lehrbuch der Protozoenkunde, Jena 1909).
- , Das System der Protozoen, in: Arch. Protistenk., Vol. 1, 1902, p. 113.
- , Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien, ibid., Suppl. 1, p. 250, 1907<sup>1</sup>.
- , Fortpflanzungserscheinungen bei Amöben und verwandten Organismen, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, Vol. 23, p. 1, 1907<sup>2</sup>.
- ELMASSIAN, M., Sur l'*Amoeba blattae*, in: Arch. Protistenk., Vol. 16, p. 143, 1909.
- FASOLI, Sulla colorazione dei corpi di NEGRI nella infezione rabica, in: Il Policlinico, Sez. med., No. 7, 1904.
- FRENZEL, Ueber die Bedeutung der amitotischen (direkten) Kerntheilung, in: Biol. Ctrbl., Vol. 2, p. 564, 1891.
- GRASSI, B., Contribuzione allo studio delle Amibe, in: Rendic. Ist. Lomb. (2), Vol. 14, p. 1, 1881.
- , Intorno ad alcuni protisti endoparassitici ed appartenenti alle classi dei flagellati, lobosi, sporozoi e ciliati, in: Atti Soc. Ital. Sc. nat. Milano, Vol. 24, p. 181, 1882.
- GREEFF, R., Ueber einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 2, p. 154, 1866.
- , *Pelomyxa palustris* (Pelobius), ein amöbenartiger Organismus des süßen Wassers, ibid., Vol. 10, p. 51, 1874.
- , Ueber die Erd-Amöben, in: SB. Ges. Bef. ges. Naturw. Marburg, p. 1, 1891<sup>1</sup>.



- GREEFF, R., Ueber Amöben, *ibid.*, p. 22, 1892.
- , Ueber den Organismus der Amöben, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 11, p. 599 u. 639, 1891<sup>2</sup>.
- GREEFF, R., jun., Ueber eigentümliche Doppelkörnchen in Trachomzellen, in: *Deutsch. med. Wochenschr.* 1907, p. 914 u. 1303.
- GREEFF, FROSCH u. CLAUSSEN, Untersuchungen über die Entstehung und die Entwicklung des Trachoms, in: *Arch. Augenheilk.*, Vol. 58, p. 52, 1907.
- GRIGORJEW, A., Zur Frage über die Natur der Parasiten bei Lyssa, in: *Ctrbl. Bakteriöl.*, Abth. 1, Vol. 22, Orig., p. 397, 1897.
- GRUBER, A., Studien über Amöben, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 41, p. 186, 1885.
- , Amöbenstudien, in: *Ber. nat. Ges. Freiburg*, Vol. 8, p. 25, 1894.
- , Ueber *Amoeba viridis* LEIDY, in: *Zool. Jahrb., Suppl.* 7 (Festschr. WEISMANN), p. 67, 1904.
- HARTMANN, M., Das System der Protozoen, in: *Arch. Protistenk.*, Vol. 10, p. 139, 1907.
- , Eine neue Dysenterieamöbe, in: *Arch. Schiffs-Trop.-Hyg.*, Vol. 12, Beih. 5, 1908<sup>1</sup>.
- , Eine neue Dysenterieamöbe, *Entamoeba tetragena*, in: *Verh. Trop.-med. Ges.*, Jg. 1, 1908<sup>2</sup>.
- , Autogamie bei Protisten, in: *Arch. Protistenk.*, Vol. 14, p. 287, 1909.
- HARTMANN, M. u. K. NÄGLER, Copulation bei *Amoeba diploidea* mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenscyclus, in: *SB. Ges. nat. Frde. Berlin*, 1908.
- HUNGER, F., Die Verbreitung der Mosaikkkrankheit infolge der Behandlung des Tabaks, in: *Ctrbl. Bakteriöl.*, Abth. 2, Vol. 11, p. 405, 1904.
- , Bemerkung zur WOOD'schen Theorie über die Mosaikkkrankheit des Tabaks, in: *Bull. Inst. bot. Buitenzorg*, Vol. 17, p. 8, 1905<sup>1</sup>.
- , Neue Theorie zur Aetiologie der Mosaikkkrankheit des Tabaks, in: *Ber. bot. Ges.*, Vol. 23, p. 415, 1905<sup>2</sup>.
- IWANOWSKY, D., Ueber die Mosaikkkrankheit der Tabakpflanze, in: *Ctrbl. Bakteriöl.*, Abth. 2, Vol. 5, 1899.
- , Ueber die Mosaikkkrankheit der Tabakpflanze, in: *Ztschr. Pflanz.-Krankh.*, p. 1, 1903.
- JANICKI, C., Contribuzione alla conoscenza di alcuni Protozoi parassitici della *Periplaneta orientalis*, in: *Atti Accad. Lincei*, Vol. 17, p. 140, 1908.
- , Ueber Kern und Kernteilung bei *Entamoeba blattae* BÜTSCHLI, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 24, p. 380, 1909.
- JOEST, E., Unbekannte Infektionsstoffe, in: *Ctrbl. Bakteriöl.*, Abth. 1, Vol. 31, Orig., p. 361 u. 410, 1902.

- KEYSSELITZ, G. u. M. MAYER, Zur Aetiologie der Varicellen, in: Arch. Protistenk., Vol. 14, p. 113, 1909.
- KLEINE, F., Neue Beobachtungen zur Hühnerpest, in: Ztschr. Hyg. Infk., Vol. 51, 1906.
- KONING, C., Die Flecken- oder Mosaikkrankheit des holländischen Tabaks, in: Ztschr. Pflanz.-Krankh., Vol. 9, p. 65, 1899.
- , Der Tabak. Studien über seine Kultur und Biologie, Amsterdam u. Leipzig 1900.
- LEIDY, J., Freshwater Rhizopods of North America, Washington 1879.
- LOEFFLER, F. u. P. FROSC, Berichte der Kommission zur Erforschung der Maul- und Klauenseuche etc., in: Ctrbl. Bakteriolog., Abth. 1, Vol. 23, 1898, p. 389.
- LÖWENTHAL, W., Beiträge zur Kenntniss des Basidiobolus lacertae EIDAM, in: Arch. Protistenk., Vol. 2, p. 364, 1903.
- LUZZANI, L., Nachweis der spezifischen Parasiten in einem Falle von Tollwut beim Menschen, in: Ctrbl. Bakteriolog., Abth. 1, Vol. 36, Orig., p. 540, 1904.
- MAGGI, L., Studi anatomo-fisiologici intorno alle amibe etc., in: Atti Soc. Ital. Milano, Vol. 19, p. 399, 1876.
- McFADYEAN, African horse-sickness, in: Journ. comp. Pathol. Therap., Vol. 13, p. 1, 1900.
- MERESCHKOWSKY, C., Studien über Protozoen des nördlichen Rußland, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 16, 1879, p. 153.
- MERCIER, L., Un parasite d'Amoeba blattae, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 62, 1907.
- , La schizogonie simple chez Amoeba blattae BÜTSCHLI, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 146, p. 942, 1908.
- , Le cycle évolutif d'Amoeba blattae BÜTSCHLI, in: Arch. Protistenk., Vol. 16, p. 164, 1909.
- MOEBIUS, K., Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, Vol. 49, p. 1253, 1888.
- MOORE, J., Observations upon Amoeba with special reference to the existence of an apparent micronucleus in that organism, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 11, p. 149, 1903.
- NÄGLER, K., Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben, in: Arch. Protistenk., Vol. 15, p. 1, 1909.
- NEGRI, A., Beitrag zum Studium der Aetiologie der Tollwut, in: Boll. Soc. Med. Chir. Pavia, No. 2, 1903; auch in: Ztschr. Hyg. Infk., Vol. 43, 1903<sup>1</sup>.
- , Zur Aetiologie der Tollwut, *ibid.*, Vol. 44, 1903<sup>2</sup>.

- NEGRI, A., Sull' eziologia della rabbia. Note sulla morfologia e sul ciclo evolutivo del parassito specifico, in: Boll. Soc. Med. Chir. Pavia, 1905.
- , Sulla morfologia e sul ciclo evolutivo del parassito della rabbia, in: Rend. Accad. Lincei (5), Vol. 16, p. 9, 1907.
- , Sulla morfologia e sul ciclo del parassito della rabbia (*Neurorhynchus hydrophobiae* CALKINS), in: Atti Accad. Lincei (5), Vol. 7, p. 469, 1909.
- NERESHEIMER, E., Ueber vegetative Kernveränderungen bei *Amoeba doffleini*, in: Arch. Protistenk., Vol. 6, p. 147, 1905.
- NOCARD, ROUX et DUJARDIN-BEAUMETZ, Etudes sur la peripneumonie, in: Bull. Soc. centr. med. vet., Ann. 1899.
- OLIVE, E., Monograph of the Acrasieae, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 30, 1902.
- PÉNARD, E., Faune Rhizopodique du Bassin du Léman, Genève 1902.
- , Etude sur la *Chlamydomyxa montana*, in: Arch. Protistenk., Vol. 4, p. 296, 1904.
- , Observations sur les Amibes à pellicule, *ibid.*, Vol. 6, p. 173, 1905<sup>1</sup>.
- , Les Amibes et le genre *Amoeba*, in: Rev. Suisse Zool., Vol. 13, p. 404, 1905<sup>2</sup>.
- PICK, F., Einige Mitteilungen über die lebenden Rhizopoden Wiens, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 7, 1857.
- PRANDTL, H., Der Entwicklungskreis von *Allogromia* sp., in: Arch. Protistenk., Vol. 9, p. 1, 1907.
- V. PROWAZEK, S., Amöbenstudien, in: Biol. Ctrbl., Vol. 17, 1897.
- , Flagellatenstudien, in: Arch. Protistenk., Vol. 2, p. 195, 1903.
- , *Entamoeba buccalis* (vorl. Mitt.), in: Arb. Gesundheitsamt, Vol. 20, p. 42, 1904.
- , Chlamydozoa. I. Zusammenfassende Uebersicht. II. Gelbsucht der Seidenraupen, in: Arch. Protistenk., Vol. 10, p. 336, 1907.
- , Zur Aetiologie der Hühnerpest, in: München. med. Wochenschr. 1908, p. 1.
- V. PROWAZEK, S. u. A. HALBERSTÄDTER, Ueber Zelleinschlüsse parasitärer Natur beim Trachom, in: Arb. Gesundheitsamt, Vol. 26, p. 44, 1907.
- , Zur Aetiologie des Trachoms, in: Deutsch. med. Wochenschr. 1907, p. 1285.
- ROBERTSON, M., *Pseudospora volvocis* (CIENK.), in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 49, p. 213, 1905.
- ROSENTHAL, W., Ueber Beziehungen zwischen Hühnerpest und Lyssa, in: Ctrbl. Bakteriol., Abt. 1, Vol. 11, Orig., p. 204, 1905.

- SANARELLI, G., Der myxomatogene Virus, *ibid.*, Abt. 1, Vol. 23, Orig., p. 865, 1898.
- SCHAUDINN, F., Ueber Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei *Amoeba crystalligera* GRUBER, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, Vol. 38, p. 1029, 1894.
- , Ueber die Teilung von *Amoeba binucleata*, in: SB. Ges. naturf. Erde. Berlin 1895<sup>1</sup>, p. 130.
- , Untersuchungen an Foraminiferen. I. *Calcituba polymorpha* ROBOZ, in: Z. wiss. Zool., Vol. 59, p. 191, 1895<sup>2</sup>.
- , Ueber den Zeugungskreis von *Paramoeba eilhardii* n. g. n. sp., in: SB. Akad. Wiss. Berlin, Vol. 2, p. 31, 1896.
- , Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden, in: Arb. Gesundheitsamt, Vol. 19, p. 547, 1903.
- SCHEEL, C., Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben, in: Festschr. KUPFFER, Jena, p. 569, 1899.
- , Zur Kenntniss der NEGRI'schen Tollwutkörperchen, in: Ztschr. Hyg. Infk., Vol. 52, p. 199, 1906.
- SCHOUTEDEN, H., Notes sur quelques Amibes et Choanoflagellates, in: Arch. Protistenk., Vol. 5, p. 322, 1905.
- SCHUBOTZ, H., Beiträge zur Kenntniss der *Amoeba blattae* BÜTSCHLI und *A. proteus* (PALL.), *ibid.*, Vol. 6, p. 1, 1905.
- SCHULZE, F. E., Rhizopodenstudien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 2, p. 328, 377, 1874.
- SMITH, S., The sporular development of the *Amoeba villosa*, in: Amer. monthl. microsc. Journ., Vol. 18, 1897.
- STEMPELL, W., Ueber die Auflösung feinsten organischer Strukturen durch Mikrophotographie mit ultraviolettem Licht, in: Ztschr. phys. Chem., Vol. 67, p. 203, 1909.
- STOLČ, A., Ueber die Teilung des Protoplasmas im mehrkernigen Zustande, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 19, p. 631, 1905.
- , Plasmodiogenie, eine Vermehrungsart der niedersten Protozoen, *ibid.*, Vol. 21, p. 111, 1906.
- SWARCZEWSKY, B., Ueber die Fortpflanzungserscheinungen bei *Arcella vulgaris* EHRBG., in: Arch. Protistenk., Vol. 12, p. 173, 1908.
- TRAUBE-MENGARINI, M., Sulla conjugazione della Amebe, in: Atti Accad. Lincei (5), Vol. 12, p. 274, 1903; auch in: Arch. Ital. biol., Vol. 39, p. 375, 1903.
- VAHLKAMPF, E., Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amoeba limax* einschließlich der Züchtung auf künstlichem Nährboden, in: Arch. Protistenk., Vol. 5, p. 167, 1905.
- VELEY, L., A further contribution to the study of *Pelomyxa palustris* GREEFF, in: Journ. Linn. Soc. London, Vol. 29, p. 374, 1905.
- VOLPINO, G., Sulla fine struttura dei corpi di NEGRI nella rabbia, in: Gaz. med. Ital., Vol. 55, No. 13, 1904.



- WALLICH, G., On *Amoeba villosa*, in: Ann. Mag. nat. Hist. (3), Vol. 11, 1863<sup>1</sup>.
- , Further observations on the distinctive characters and reproductive phenomena of the amoebean Rhizopods, *ibid.* (3), Vol. 12, 1863<sup>2</sup>.
- , On the value of the distinctive characters in *Amoeba*, *ibid.* (3), Vol. 12, p. 111, 1863<sup>3</sup>.
- WENYON, C., Observations on the Protozoa in the intestine of mice, in: Arch. Protistenk., Suppl. 1, p. 162, 1907.
- ZAUBITZER, H., Studium über eine der Strohinfusion entnommene Amöbe, Inaug.-Diss., Marburg 1901.

### Erklärung der Abbildungen.

<i>Aep</i> Äquatorialplatte	<i>Gs</i> Geißel
<i>Alv</i> Alveolarschicht	<i>Hl</i> Hülle
<i>B</i> Bläschen	<i>K</i> Kern
<i>Bk</i> Binnenkörper	<i>Kgl</i> Kügelchen
<i>Bl</i> Blepharoblast	<i>Km</i> Kernmembran
<i>Chk</i> Chromatinkörner	<i>Kp</i> Körper
<i>Chm</i> Chromidien	<i>Kr</i> Körnchen
<i>Chrn</i> Chromidialnetz	<i>Ls</i> Längsschichtung
<i>Chs</i> Chromidialsubstanz	<i>Nc</i> Nucleolus
<i>Ck</i> Zentralkorn	<i>Nv</i> Nahrungsvacuole
<i>Cl</i> Centriol	<i>Ofl</i> Oberfläche
<i>Cm</i> Caryosom	<i>Pl</i> Plasma
<i>Cv</i> kontraktile Vacuole	<i>Pp</i> Pseudopodien
<i>Cw</i> Cystenwand	<i>Rs</i> Rosette
<i>End</i> Endoplasma	<i>V</i> Vacuole
<i>Ect</i> Ectoplasma	

### Tafel 39.

Fig. 1—42. Entwicklung von *Amoeba flava* GR.

- Fig. 1. Vielkernige Amöbe im Ruhezustand; nach dem Leben. 75:1.
- Fig. 2. Vielkernige Amöbe; Totalpräparat. 50:1.
- Fig. 3. Vielkernige Amöbe vor der Encystierung; nach dem Leben. 50:1.
- Fig. 4. Kern einer vielkernigen Amöbe. 305:1.
- Fig. 5. Teil eines Schnittes durch eine vielkernige Amöbe. 600:1.
- Fig. 6. Eine Cyste. 26:1.
- Fig. 7. Schnitt durch eine ganz junge Cyste mit noch unveränderten Kernen. 75:1.

Fig. 8. Teil eines Schnitts durch eine junge Cyste. 580 : 1.

Fig. 9. Teil eines Schnitts durch eine junge Cyste mit meist unveränderten Kernen. 400 : 1.

Fig. 10—14. Kernveränderungen in den Cysten und Bildung der Chromidialsubstanz.

Fig. 10. Kern aus einer ganz jungen Cyste vor dem Beginn des Austritts der Chromatinkörner. 1086 : 1.

Fig. 11. Beginn des Austretens der Chromatinkörner. 1086 : 1.

Fig. 12. Austreten der Chromidien an einer Stelle des Kernes. 1086 : 1.

Fig. 13. Austreten der Chromidien an allen Stellen des Kernes. 958 : 1.

Fig. 14. Kern einer ältern Cyste nach dem Austreten der Chromatinkörner, vor der Auflösung. 1086 : 1.

Fig. 15. Schnitt durch eine Cyste, wo die Bildung der Chromidialsubstanz angefangen hat (Kerne s. Fig. 10 u. 11). 171 : 1.

Fig. 16 u. 17. Schnitte durch ältere Cysten, wo die Bildung der Chromidialsubstanz weiter fortgeschritten ist (Kerne s. Fig. 12 u. 13). 300 : 1.

Fig. 18. Teil eines Schnitts durch eine Cyste, wo die Bildung der Chromidialsubstanz weit fortgeschritten ist. 968 : 1.

Fig. 19. Schnitt durch eine Cyste, wo alle Kerne aufgelöst sind. 300 : 1.

Fig. 20. Schnitt durch eine Cyste, wo eine kontinuierliche Chromidialschicht gebildet ist. 400 : 1.

Fig. 21. Schnitt durch eine Cyste, wo der Zerfall der Chromidialschicht begonnen hat. 400 : 1.

Fig. 22. Einzelne Chromidialmassen im Plasma vor der Bildung der kontinuierlichen Chromidialschicht (aus der Cyste der Fig. 19). 1086 : 1.

Fig. 23. Einzelne Zerfallsprodukte der kontinuierlichen Chromidialschicht vor der Bildung der sekundären Kerne (aus der Cyste der Fig. 21). 1086 : 1.

Fig. 24. Teil der kontinuierlichen Chromidialschicht (aus Fig. 20). 1162 : 1.

Fig. 25. Schnitt durch eine Cyste mit Bildung der Schwärmeranlagen. 300 : 1.

Fig. 26. Teil eines Schnitts durch dieselbe Cyste (Fig. 25). 1086 : 1.

Fig. 27—32. Schwärmer (Isogameten) der Amöben.

Fig. 27. Ein Schwärmer nach dem Leben. 968 : 1.

Fig. 28. Ein Schwärmer. Totalpräparat. 1552 : 1.

Fig. 29. Ein Schwärmer mit länglichem Blepharoblast (?). 1086 : 1.

Fig. 30. Ein Schwärmer mit doppeltem Blepharoblast (?). 968 : 1.

Fig. 31. Kern eines Schwärmers. 2230 : 1.

Fig. 32. Opt. Querschnitt durch einen Schwärmer in der Höhe des Kernes. 1552 : 1.

Fig. 33. Copula (oder Teilungsstadium des Schwärmers?) mit 2 Kernen. 968 : 1.

Fig. 34. Eine Zygote. Totalansicht. 365 : 1.

Fig. 35. Opt. Schnitt durch eine Zygote. 400 : 1.

Fig. 36. Junge, eben ausgeschlüpfte *A. flava* GR. 240 : 1.

Fig. 37. *A. flava* im Ruhezustand. Nach dem Leben. 107 : 1.

Fig. 38. *A. flava* in Bewegung. 107 : 1.

Fig. 39. *A. flava* in Teilung. Halbschematischer Umriß. 171 : 1.

Fig. 40—42. Kernveränderungen bei der Teilung von *A. flava*. 960 : 1.

Fig. 43—65. *Nucleophaga* sp.

Fig. 43. Einkernige Amöbe vor der Infektion mit normal großem Kern. 71 : 1.

Fig. 44. Amöbe nach der Infektion mit stark hypertrophem Kern. 71 : 1.

Fig. 45—51. Kerne von Amöben mit den sukzessiven Stadien der Parasitenentwicklung. Alle Figuren 1020 : 1.

Fig. 45. Kern mit den jüngsten beobachteten Stadien der Infektion (primäre Rosette s. Fig. 54).

Fig. 46. Kern mit sekundären Kügelchen in der Chromatinsubstanz (s. Fig. 56 u. 57).

Fig. 47. Kern mit zahlreichen sekundären Kügelchen.

Fig. 48. Anfang der Ansammlung von Kügelchen zu einer Zentralmasse.

Fig. 49. Anfüllung des Kernes mit der Zentralmasse.

Fig. 50. Beginn der Kernhypertrophie.

Fig. 51. Sehr stark hypertrophierter Kern (s. Fig. 44).

Fig. 52. Austritt der Parasiten in das Plasma. 250 : 1.

Fig. 53. Weitere Stadien der Anfüllung des Plasmas mit Parasiten. 171 : 1.

Fig. 54—65. Sukzessive Stadien der Entwicklung der *Nucleophaga*. Alle, mit Ausnahme der Fig. 56, 2320 : 1.

Fig. 54. Die primäre Rosette (s. Fig. 45 *Rs*).

Fig. 55. Zerfall der Rosette in primitive einzelne Kügelchen.

Fig. 56. Sekundäre Kügelchen aus dem Kern der Fig. 46. 1086 : 1.

Fig. 57. Sekundäre Kügelchen aus einer Zentralmasse (Fig. 49).

Fig. 58. Bläschenförmige Kügelchen mit stark färbbarer Peripherie. a Totalansicht. b im opt. Durchschnitt.

Fig. 59. Kügelchen mit peripheren Körnchen.

Fig. 60. Kügelchen mit peripheren Körnchen und einem Zentralkorn.

Fig. 61. Kügelchen mit Zentralkorn und freien Körnchen (*Kn*).

Fig. 62. Kügelchen mit normalem Zentralkorn.

Fig. 63. Kügelchen mit länglichen Zentralkörnern.

Fig. 64. Kügelchen mit doppelten Zentralkörnern.

Fig. 65a—c. Sukzessive Stadien der Körnchenteilungen in die kleinsten länglichen Gebilde (*c*).

---



*Nachdruck verboten.*

*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphylurus lacustris* Eaton.

Von

**Heinrich Drenkelfort** in Münster i. W.

Mit Tafel 40–42.

---

## Einleitung.

Die Ephemeriden (in Holland Aas, Uferaas, Haftt, im Niederdeutschen Spark- oder Spork-Öse, auch wohl Spargoos oder Fladdern, sonst Eintagsfliegen, Augustfliegen, Maifliegen, Hafte oder Wassermotten usw. genannt) bilden unstreitig eine der interessantesten Insectengruppen. Ich erinnere nur daran, daß das aus der Larvenhaut hervorgegangene Insect sich nochmals häutet, ehe es in den geschlechtsreifen Zustand übergeht, ein Fall, der sich in der ganzen großen Klasse der Insecten nicht wiederfindet. Ich erinnere ferner an die vollkommene Atrophie der Mundwerkzeuge des geflügelten Insects, an sein mitunter massenhaftes Auftreten, an seine eigentümlichen Hochzeitstänze, an seine kurze Lebensdauer, an seinen so äußerst zarten Körperbau, an seine glashellen, schimmernden Flügel, die jedem beim Anblicke des Insects sofort ins Auge fallen usw. In phylogenetischer Hinsicht sodann interessieren uns die Eintagsfliegen deswegen, weil sie bis jetzt fast ganz unverändert auf einer primitiven Organisationsstufe stehen geblieben sind und daher dem Typus des Urinsects wohl noch am nächsten stehen. So haben sich z. B.

allein<sup>1)</sup> bei ihnen die Geschlechtsorgane mit Ausnahme weniger Arten noch ganz paarig erhalten. Die wenigen Ausnahmen ihrerseits wieder bilden, wie sich weiter unten zeigen wird, interessante Übergangsstadien zu den übrigen Insecten mit unpaarigen Geschlechtsorganen und geben uns so wichtige Handhaben für phylogenetische Schlüsse.

Es kann uns daher nicht wundernehmen, wenn diese Insectengruppe von jeher die Aufmerksamkeit der zoologischen Forscher auf sich gezogen hat. Schon im klassischen Altertume waren die Eintagsfliegen bekannt, wenn die Anschauungen der Alten darüber auch in manchen Punkten irrig waren. So schreibt ARISTOTELES in seiner Tiergeschichte, Buch 1, Kap. 15, Abschn. 5: „Die Eintagsfliege zeichnet sich durch ihr eigentümlich kurzes Leben aus, wovon sie den Namen (*ἐφ' ἡμέραν*) hat, und auch dadurch, daß sie Flügel und doch zugleich 4 Beine hat“, und ferner ebendasselbst Buch 5, Kap. 17, Abschn. 14: „Der Fluß Hypanis, welcher sich in den Cimmerischen Bosporus (in der Krim, Straße von Jenicale) ergießt, führt zur Zeit des Sommer-solstitiums Dinge wie Säckchen von Größe der Weinkerne bei sich, aus welchen ein geflügeltes, vierfüßiges Tierchen kriecht, welches bis zum Abend herumfliegt, dann ermattet und mit der sinkenden Sonne stirbt. Es heißt deswegen Eintagsfliege.“ Und AELIAN schreibt aus Präneste in Latium in seiner Zoologie, Buch 2, Kap. 4: „Die Eintagsfliegen werden im Weine erzeugt. Wird das Gefäß, worin er sich befindet, geöffnet, so fliegen sie heraus, erblicken das Licht und sterben. Die Natur beschenkt sie mit dem Leben, entreißt sie demselben aber so schnell wieder, daß sie weder eigenes Unglück fühlen noch fremdes zu sehen bekommen.“ (Beide Zitate nach LENZ, 1856, p. 550.) PLINIUS gibt denselben Bericht wie ARISTOTELES.

Bis zum Beginn der Neuzeit fehlt dann jede Literatur. Sobald aber das Studium der Zoologie, das ja bis dahin ziemlich im Argen lag, wieder zu neuem Leben erwachte, werden auch sogleich wieder die Eintagsfliegen in den Bereich der Forschung gezogen. 1587 berichtet DALECHAMPIUS, daß nach SCALIGER die Fischer von Lyon die Eintagsfliegen mit dem Namen „Manna“ belegten, weil sie als Futter

1) Außer bei den Eintagsfliegen kommen, wie NASSONOW 1887 gefunden hat, paarige Geschlechtsorgane auch noch bei dem jungen Tiere der Gattung *Lepisma* vor, bei denen auch noch die beiden Ductus ejaculatorii getrennt münden (cf. PACKARD, 1903, p. 486).

für die Fische dienten. 1634 bildete MOUFLET in seinem „Theatrum“ p. 63 2 Ephemeriden mit 2 Schwanzborsten unter dem Namen „Dittotriches“ ab. Aus demselben Jahrhundert wären dann noch CLUTIUS 1634 zu nennen und aus dem folgenden SWAMMERDAM 1737, RÉAUMUR 1734—1742, LINNÉ 1767, DE GÉER 1771 und CUVIER 1798. Von den zahlreichen Forschern des 19. Jahrhunderts seien als die bedeutendsten genannt DUTROCHET 1837, PICTET 1843, EATON 1870, 1871, 1888, PALMÉN 1883, VAYSSIÈRE 1890, HEYMONS 1896 u. A.

Welch gewaltigen Aufschwung im vergangenen Jahrhundert allein die systematische Kenntnis der Eintagsfliegen genommen hat, mag man daraus ersehen, daß LINNÉ in seinem „Systema naturae“ 1767 nur eine Gattung mit 11 Arten aufführt, während EATON 1888 schon 46 Genera mit weit über 800 Species beschreibt. In der Kenntnis ihrer Biologie und Anatomie hat man in den letzten beiden Jahrhunderten zwar auch bedeutende Fortschritte gemacht, doch sind bislang insbesondere die einzelnen Organsysteme immer nur bei einigen wenigen Arten gründlich untersucht worden, dagegen bei den weitaus meisten noch völlig unbekannt. Da zudem die bisher untersuchten Arten manche Abweichungen im Bau und in der Lebensweise gezeigt haben, so darf man wohl mit Recht annehmen, daß die Untersuchung der noch übrigen Arten weitere interessante Funde zeitigen wird. Diese Gründe mögen auch wohl Herrn Prof. Dr. STEMPEL, als ich ihn um ein Thema für eine wissenschaftliche Arbeit bat, bewogen haben, mir die Aufgabe zu stellen, die Biologie und Anatomie der Eintagsfliege *Siphylurus*<sup>1)</sup> *lacustris* EATON genauer zu untersuchen.

Einige Arten dieser Gattung, um welche es sich hier handelt, waren schon im 18. Jahrhundert bekannt. Sie wurden aber noch bis zur zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts als zu andern Gattungen gehörig aufgeführt, so zur Gattung *Baetis* von LINNÉ 1746, RÜSEL 1749, DE GÉER 1755, SAY 1823 und 1839, WALKER 1853, WALSH 1862, PICTET 1865, zur Gattung *Ephemer* von ZETTERSTEDT 1840, zur Gattung *Palingenia* von WALKER 1853 (cf. EATON 1871, p. 4, 13 und 124—125). Eine Larve der Gattung wurde 1749 undeutlich abgebildet von RÜSEL in seinem Werke „Insekt.-Belust.“,

1) *Siphylurus* — mißbräuchlich *Siphonurus* — ist eine Zusammensetzung aus den beiden griechischen Substantiven  $\delta$  *σίφλος* das Gebrechen und  $\eta$  *ὄψα* der Schwanz, bedeutet also „Stummelschwanz, da die mittelste Schwanzborste nur als kurzer Ansatz vorhanden ist“ (cf. TUMPEL, 1901, p. 91 und EATON, 1888, p. 215).

Vol. 2, tab. 12, fig. 4—6, desgleichen 1755 von DE GÉER, in: Mém. Sav. Étr. Acad. Paris, Vol. 2, p. 468, tab. 17, fig. 1. 1868 wurde die Gattung *Siphylurus* von ALFRED EDWIN EATON begründet durch die Beobachtung der von ihm neu entdeckten Art *Siphylurus lacustris* in Nord-Wales an dem kleinen See Snowdow und beschrieben in seiner Arbeit: „An outline of a rearrangement of the genera of Ephemeridae“, in: Entomol. monthly Mag., p. 82—91.

Von dem Jahre 1868 datiert also die Kenntnis der hier in Betracht kommenden Eintagsfliege. Zwei Jahre später gibt EATON dann eine kurze Beschreibung über das Äußere der männlichen Imago von *Siphyl. lac.* (EATON, 1870, p. 7), die er 1871 in seinem Werke: „A Monograph on the Ephemeridae“ noch etwas vervollständigt, wo er auch zugleich die Flügel der Subimago beschreibt sowie die Haltezanze der männlichen Imago abbildet. 1888 behandelt er dann in seiner großen Monographie der Eintagsfliegen dazu noch die Larven und die weibliche Imago und gibt sehr gute Zeichnungen von der Larve, von deren Kopfe, deren Kauwerkzeugen, Antennen, Beinen und Kiemen, desgleichen von den Beinen, der Unterseite der Haltezanze, der Vertikal- und Seitenansicht des Kopfes der männlichen Imago. Ferner wird unsere Eintagsfliege erwähnt von M. ROSTOCK im Jahre 1877 (p. 88) und 1879 (p. 78) sowie von EATON im Jahre 1880 (p. 78). Dann folgt 1901 TUMPEL, der eine kurze Beschreibung des Äußern sowohl der Larve (p. 111) wie auch der Imagines (p. 97) gibt, die aber nur in unwesentlichen Punkten etwas von EATON's Darstellung abweicht. Auch gibt er von der Larve eine Vorder- und Hinteransicht des Kopfes (p. 101), desgleichen eine Originalzeichnung der Kauwerkzeuge (p. 102), der Kiementracheen (p. 103) und endlich einer Seitenansicht der Larve (p. 111). Daraus folgt, daß er selbst Exemplare dieser Art in Besitz gehabt haben muß. Woher dieselben aber stammen, hat er uns leider nicht mitgeteilt. Er schreibt nur, daß sie in der Schweiz im September vorkämen und auch in Sachsen beobachtet worden seien (p. 97). Am 31. Mai 1907 legte dann in einer Sitzung der zoologischen Sektion des Westfälischen Provinzialvereins für Wissenschaft und Kunst W. STEMPELL Exemplare von *Siphyl. lac.* ETN., die er im Güörtpott, einem etwa eine halbe Stunde vor dem Abschnittstore Münsters vorbeifließenden Nebenbache der Aa, und auch in andern fließenden Gewässern gefunden hatte, in verschiedenen Entwicklungsstadien vor und sprach kurz über Bau und Biologie derselben (cf. STEMPELL.



1908, p. 23). Weitere Literatur über unsere Eintagsfliege habe ich trotz aller Bemühungen nicht auftreiben können.

Fassen wir nun alles bisher über *Siphylurus lac.* ETN. veröffentlichte Material zusammen, so erkennen wir, daß die Nachrichten über ihre Biologie und äußere Anatomie ziemlich spärlich fließen, daß über die innere Anatomie aber noch gar keine Untersuchungen vorliegen und daher unsere Kenntnis über diese Art bis auf den heutigen Tag recht dürftig geblieben ist.

Daß man aber nicht *Siphylurus lacustris* bislang mehr gewürdigt hat, muß um so mehr wundernehmen, als es sich um eine außergewöhnlich große und daher für eine genauere Untersuchung sehr geeignete Art handelt, die wenigstens hier in Westfalen durchaus nicht so selten ist.

Wie schon der Titel der Arbeit besagt, liegt es mir völlig fern, eine Monographie von *Siphylurus lacustris* zu geben. Das würde ein viel zu umfangreiches Werk ergeben und über den Zweck dieser Arbeit weit hinausgehen. Ich habe vielmehr das, was ich für besonders wichtig und interessant hielt, ausgewählt und bearbeitet. Andererseits aber habe ich auch Mitteilungen über andere Eintagsfliegen in diese Arbeit verflochten, die streng genommen eigentlich nicht zum gestellten Thema gehören.

Ich kann es nicht unterlassen, an dieser Stelle dem Direktor des Anatomisch-Zoologischen Instituts, Herrn Prof. Dr. BALLOWITZ, für die freundlichst gewährte Erlaubnis zur Benutzung der Institutsbibliothek meinen besten Dank abzustatten. Desgleichen bin ich auch Herrn Dr. A. THIENEMANN zu großem Dank verpflichtet, der mir eine ganze Anzahl von ihm im Sauerlande gesammelter Larven sowie einige Imagines freundlichst überließ, mir Aufschlüsse über ihr Vorkommen in dortiger Gegend machte und mir auch einige Literatur besorgte. Den größten und wärmsten Dank aber schulde ich meinem verehrten Lehrer und Berater Herrn Prof. Dr. W. STEMPELL. Er hat mir nicht nur die Anregung zu dieser Arbeit gegeben, sondern er händigte mir auch alle von ihm gesammelten Exemplare aus und stellte mir seine gesamte Bücherei gütigst zur Verfügung. Er stand mir stets mit Rat und Tat zur Seite.

#### Fundorte von *Siphylurus lacustris*.

Die Larven von *Siphyl. lac.* leben, wie alle Eintagsfliegenlarven, im Wasser, und zwar die von mir in der Umgebung Münsters gesammelten nur in fließendem Wasser an nicht allzu tiefen Stellen.

Die meisten der für die hiesige Gegend in Betracht kommenden Bäche trocknen zudem Jahr für Jahr für kürzere oder längere Zeit, bis auf einige wenige besonders geschützt liegende Stellen, völlig aus. Die weitaus meisten Exemplare habe ich im Güörtpott, und zwar in der Nähe der Gievenbecker Bauerschaftsschule, etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde von Münster, gefangen. Doch findet man auch vereinzelte Exemplare im Kinderbach nördlich von Münster, desgleichen in einem nahe bei dem Gute Maikotten vorbeifließenden Bächlein, östlich von der Stadt. Wie Herr Dr. A. THIENEMANN, Biologe an der Landwirtschaftlichen Versuchsstation in Münster i. W., auf seinen zoologisch-biologischen Exkursionen festgestellt hat und wie ich auch von anderer Seite erfahren habe, kommt *Siphyl. lac.* auch in den meisten Talsperren des Sauerlandes und ihren Zuflüssen vor, ferner nach TUMPEL (1901, p. 97) in der Schweiz und in Sachsen, nach EATON (1871, p. 126) in einem kleinen See zu Llyn Llydaw zu Snowdon in Nord-Wales, desgleichen (1880, p. 78) in Portugal bei Cea in der Nähe von Estrella in Algarbien.

Überall, wo ich die Larven von *Siphyl.* fischte, fand ich auch stets immer wieder folgende Tiere vor: Larven von andern Eintagsfliegen-Gattungen, von Libellen, Perliden, Wasserkäfern, ferner kleine Ostracoden, *Gammarus pulex*, Hirudineen-Arten, *Limnæa minuta* u. a.

## I. Biologie.

### Embryonal- und Larvulastadium.

Über die Lebensvorgänge auf dem Embryonal- und ersten Larvenstadium, dem sogenannten Larvulastadium<sup>1)</sup>, von *Siphyl. lac.* selbst kann ich nichts Bestimmtes berichten, da ich von dieser Art keine Exemplare in diesem Alter zu Gesicht bekommen habe. Doch will ich es nicht unterlassen, hier das kurz mitzuteilen, was bis jetzt von ihren allernächsten Verwandten, von *Baetis* und *Cloeon*, bekannt ist und was ich zum Teil auch selbst beobachtet habe bei diesen beiden Gattungen, bei *Habrophlebia* und bei einer weiteren von mir noch nicht näher bestimmten, aber *Siphyl.* ebenfalls sehr nahe stehenden Gattung, die von TUMPEL in seinem schon mehrfach zitierten Werke „Die Gradflügler Mitteleuropas“ 1901 leider nicht

1) Als „Larvula“ bezeichnet man das junge Tier so lange, als sich noch keine äußern Atmungsorgane zeigen. Erst mit dem Erscheinen derselben tritt es in das Stadium der „Larva“ oder Larve ein.

aufgeführt wird. Denn man darf wohl annehmen, daß bei *Siphylurus* die Verhältnisse, wenn auch nicht ganz gleich, so doch wenigstens ähnliche sein werden wie bei diesen. Über die Vorgänge im Ei berichtet HEYMONS (1896, p. 11—12): „Die Embryonalanlagen der Ephemeriden bilden mit ihren mannigfachen Krümmungen gewissermaßen Uebergangsformen zwischen superficiellen und immersen Insektenkeimstreifen. Regelmäßig gelangt der ursprünglich oberflächlich liegende Embryonalkörper erst durch ein Auswachsen nach hinten in die Dottermasse hinein. Von letzterer wird jedoch immer nur der hintere Abschnitt des Körpers umhüllt.“

Aus dem Ei kommt nach einigen Wochen, mitunter auch erst nach einigen Monaten, eine kleine Larvula hervor, die der ältern Larve schon ziemlich ähnlich sieht. Doch fehlen ihr noch vollständig die äußern Atmungsorgane und bei den genannten Arten auch die mittlere Schwanzborste. Da alle Stigmen geschlossen sind, so wird die Atmung zum Teil durch die Körperhaut, zum Teil aber auch durch die Wandung des Enddarmes vollzogen. Dieser macht von Zeit zu Zeit schluckende Bewegungen, durch welche das Wasser in den Enddarm hineingelangt. Sobald aber die in dem Wasser gelöste Luft verbraucht ist, wird dasselbe durch den After ausgestoßen. Nach der ersten Häutung, die schon nach einigen Tagen erfolgt, tritt die mittlere Schwanzborste als ein kegelförmiger Ansatz auf, der mit jeder weitem Häutung größer und größer wird und schließlich dieselbe Länge und Dicke hat wie die beiden seitlichen Schwanzborsten.

### Larvenstadium.

Da mit zunehmendem Alter der Larvula die Körperhaut immer dicker und fester und daher für Luft immer weniger durchlässig wird, andererseits aber die Larvula stetig an Größe zunimmt, so würde es derselben bald an der nötigen Sauerstoffzufuhr mangeln, wenn nicht für diesen Ausfall ein vollwertiger Ersatz geschaffen würde. Verhältnismäßig früh, bei den einzelnen Gattungen aber zu verschiedener Zeit, treten denn auch an den Seitenrändern des Abdomens äußere Atmungsorgane, die Tracheenkiemen<sup>1)</sup>, auf, anfangs

---

1) Die Bezeichnung „Tracheenkiemen“ (franz. trachobranchies, engl. tracheal gills) für die äußern Atmungsorgane der Eintagsfliegen ist nach VAYSSIÈRE (1882, p. 11) schon von STRAUS-DÜCKHEIM in seinem Werke „Traité d'anatomie comparée“ gebraucht worden und nicht, wie PACKARD (1903, p. 459) meint, erst von PALMÉN 1877 eingeführt worden. Da



nur als kleine Auswüchse der Körperhaut, die aber schon nach wenigen Häutungen ihre definitive Gestalt angenommen haben. Auch treten nicht alle Tracheenkiemen zu gleicher Zeit auf, sondern immer in einer für die betreffende Gattung ganz bestimmten Aufeinanderfolge. Die Darmatmung erhält sich auch nur bis ungefähr in die Zeit hinein, wo alle Tracheenkiemen vorhanden sind. Bei der Larve von *Cloeon* indessen habe ich die Darmatmung noch auf viel spätern Stadien beobachten können. Larvulae wie Larven schwimmen vermittels des Hinterleibes und der anhängenden Schwanzborsten. Sie krümmen denselben aufwärts nach vorn und schlagen ihn dann wieder abwärts und zwar die Larvulae ziemlich heftig und in schneller Aufeinanderfolge, die Larven ruhiger und weniger. Das hängt mit der Entwicklung der Schwanzborsten zusammen, die mit zunehmender Dicke, Länge und Behaarung immer größere Bedeutung für das Schwimmen gewinnen. Tümpel schreibt (1901. p. 105): „Eigentümlicherweise dienen diese Schwanzborsten im Anfangsstadium nicht zum Schwimmen, sondern die Larven bewegen sich zuerst mit dem Hinterleibe fort, welcher heftig nach oben geschlagen wird, und zwar so heftig, daß die Schwanzfäden bis zum Kopf fliegen.“ Man vergleiche damit folgende in wörtlicher Übersetzung wiedergegebene Stelle von John Lubbock (1863, p. 67—68): „Die Caudalfilamente (Schwanzborsten) scheinen (auf dem ersten Stadium) noch nicht von großem Nutzen beim Schwimmen zu sein, welches, denke ich, in diesem Alter hauptsächlich vermittels des Abdomens geschieht. Letzteres ist sehr beweglich und wird beständig aufwärts geschleudert, so weit, bis die Schwanzborsten vorn vor den Kopf fliegen.“ Tümpel hat also dieser die richtigen Verhältnisse wiedergebenden Stelle einen völlig verkehrten Sinn unterlegt und gibt infolgedessen dieselbe nicht ganz einwandfrei wieder.

Von großem Vorteile beim Schwimmen ist für die Larve der Umstand, daß die Schwanzborsten, wie Fig. 2 u. Fig. 9 zeigen, mit Reihen von Borsten versehen sind, die alle parallel der Frontalebene liegen und sich teilweise überdecken, so daß sie mit dem abgeplatteten Abdomen eine ziemlich große Ruderfläche darstellen. Außerdem sind, wie wir an Fig. 2 zum Teil gut sehen können, die „Hinterleibssegmente an den Seiten vom dritten Segment an“, also

PACKARD jene Arbeit von VAYSSIÈRE bei Abfassung seiner Entomology benutzt hat, so muß er die betreffende Stelle wohl übersehen haben.



in der beim Schwimmen hauptsächlich wirkenden Partie, „in nach hinten gerichtete (abgeplattete) Stacheln ausgezogen“, die von vorn nach hinten an Breite zunehmen und dadurch ebenfalls die Ruderfläche vergrößern helfen (TÜMPEL, 1901, p. 111). Auch wirken wohl die Tracheenkiemen, die ja in der Ruhelage ebenfalls fast parallel zur Frontalebene angeordnet sind, in gleichem Sinne. Daß eine Larve hauptsächlich mit Hilfe ihrer Tracheenkiemen sich fortbewegte, indem sie dieselben wie Ruder bewegen würde, wäre an und für sich ja wohl möglich, ist aber niemals von mir beobachtet worden. Dann müßten ja auch diejenigen Eintagsfliegenlarven, die große und gut ausgebildete blattförmige Tracheenkiemen haben, sich schneller fortbewegen können als die, welche nur fadenförmige besitzen. Diese schwimmen aber genau so wie jene und werden von ihnen an Schnelligkeit durchaus nicht übertroffen. Sodann kann man besonders gut an *Siphylurus*-Larven beobachten, daß die Tracheenkiemen beim Schwimmen in der Ruhelage gehalten werden, in der sie dem Abdomen mehr oder weniger aufliegen. Erst wenn die Larve sich wieder irgendwo zur Ruhe niedergelassen hat, hebt sie ihre Tracheenkiemen, bei denen des 1. Segments anfangend, wieder auf und setzt sie wieder in jene charakteristischen vibrierenden Bewegungen, durch die ihnen ständig frisches Wasser zugeführt wird. Die Larve verharrt dabei aber unbeweglich an ihrem Platze. Die Vermutung TÜMPEL's (1901, p. 104), daß diese Tracheenkiemen „durch ruderähnliche Bewegungen die Larve vielleicht beim Schwimmen unterstützen“, trifft also für *Siphyl. lac.* wenigstens nicht zu.

Eine Bemerkung möchte ich hier noch einschalten, daß nämlich bei jenen vibrierenden Bewegungen die Tracheenkiemen anscheinend nicht unabhängig voneinander bewegt werden können, denn selbst wenn sie bis auf ganz kleine Reste entfernt sind, so machen diese kleinen Reste doch noch alle Bewegungen der unverletzten Tracheenkiemen in gleicher Weise mit.

Die Schwimmbewegungen werden vielleicht auch durch die Bewegungen der Beine, die zu diesem Zwecke mit eigenartigen Borstenbildungen versehen sind, unterstützt. Doch dienen diese wohl mehr als eigentliche Steuerapparate. Als solche funktionieren übrigens auch wohl in erster Linie die mit Borsten versehenen Schwanzfäden.

Die Beine der Larve sind ziemlich kräftig entwickelt, und sie vermag damit nach vorwärts, rückwärts und auch seitwärts am Boden umherzulaufen oder an Steinen, Gräsern und dergl. empor-

zuklettern. Doch erreicht sie dabei nie dieselbe Schnelligkeit wie beim Schwimmen. Wenn sie sich daher irgendeiner drohenden Gefahr durch die Flucht entziehen will, beginnt sie sogleich zu schwimmen. Inwiefern die Larven beim Schwimmen vom äußern Medium, in dem sie sich bewegen, abhängig sind, möge uns folgender Auszug aus BETHE (1894), der im Zoologischen Jahresbericht (1894, p. 171) enthalten ist, zeigen: „Bei den Ephemeridenlarven beruht das Gleichgewicht fast allein auf der Verteilung der Körpermassen. Sie wissen durch Krümmung des Körpers den Schwerpunkt so zu verlegen, daß sie mit dem Bauche nach unten schwimmen können. Bringt man nun lebende Larven in eine spezifisch schwerere Salzlösung, so benehmen sie sich ganz so wie im Wasser, nur daß die Begriffe von oben und unten umgekehrt sind. Sie haben mithin kein, vom äußern Medium unabhängiges, nur von der Anziehungskraft der Erde beeinflusstes Orientierungsorgan.“

Die Nahrung der Larve besteht sowohl aus pflanzlichen als auch aus tierischen Stoffen, wenn letztere auch, wie man wohl aus den kräftigen Kauwerkzeugen und dem kurzen, gerade durchgehenden Darmschließen kann, ziemlich überwiegen mag. Sie leben von den Larven kleiner Wasserinsecten, kleiner Dipteren und Neuropteren, von kleinen niedern Krebsen, von Infusorien, Diatomeen, Algen usw. Auch streifen sie die im Wasser liegenden Steine, die dort wachsenden Gräser usw. ab nach organischen Resten tierischer wie pflanzlicher Organismen, die sie dort immer in genügender Menge vorfinden (cf. VAYSSIÈRE, 1890, p. 38). Daß sie auch junge Eintagsfliegenlarven fressen, wie man wohl gemeint hat, ist nicht anzunehmen. Ich habe tagelang große und kleine Larven von mehreren Gattungen in demselben Gefäße, das außer Wasser nur ein paar Grashalme enthielt, zusammengehalten, aber nie beobachtet, daß irgendeine Larve eine andere lebende angefallen hätte. Dagegen habe ich wohl *Siphylurus*-Larven auf toten Larven ihrer eignen Art, die schon dem Zerfalle nahe waren, sitzen und fressen sehen. Ich glaube aber, daß ihre Nahrung da auch nur aus kleinen Tieren und Pflanzen bestand, die sich an dem in Verwesung übergegangenen Tiere wohl besonders reichlich angesammelt hatten.

Leben so unsere *Siphylurus*-Larven vom Raube kleinerer Wesen, so bilden sie ihrerseits wieder die Nahrung größerer Tiere, von denen sie als wahre Leckerbissen gejagt und verspeist werden. Zu diesen Feinden zählen vor allem die gefräßigen Larven der Libellen und des Wasserkäfers, manche Fische und Hirudineen, wahrscheinlich

auch noch, wie schon VAYSSIÈRE vermutete (1890, p. 39), einige Mollusken, wie z. B. *Limnaea minuta*. Dieser Autor zählt an derselben Stelle auch noch die Perlidenlarven dazu, die, als starke Fleischfresser, jene mit Erbitterung verfolgen sollten. Ich habe nun, um dies festzustellen, in einem Glasgefäße gleichzeitig ältere Perlidenlarven mit Eintagsfliegenlarven der verschiedensten Stadien und Gattungen zusammengehalten, aber niemals habe ich gesehen, daß jene diese verfolgt hätten. Für entscheidender aber halte ich folgende Tatsachen. Es saßen einmal an einem dünnen im Wasser schwimmenden Grashalme an der Oberseite eine Perliden- und an der Unterseite, ihr genau gegenüber, eine *Habrophlebia*-Larve, ohne daß sie auch nur voneinander Notiz genommen hätten. Überhaupt, wenn eine Perlidenlarve in die Nähe einer Eintagsfliegenlarve kam, floh letztere nicht davon, sondern blieb ruhig sitzen. Einmal kletterte sogar eine *Habrophlebia*-Larve, als ich ihr von hinten her mit einer Pipette zu Leibe rückte, über eine etwas vor ihr auf demselben Grashalme sitzende Perlidenlarve hinweg, was sich diese ohne nennenswerte Reaktion gefallen ließ. Und doch hätte die Eintagsfliegenlarve sich ebensogut auf die Unterseite des Halmes begeben oder auch sich seitwärts durch Schwimmen retten können. Ganz so schlimm also, wie man bisher annahm, muß es mit der Feindschaft zwischen beiden Gruppen wohl nicht bestellt sein. Dabei mag es ja wohl mal vorkommen, daß Perlidenlarven, wenn sie keine sonstige Nahrung erbeuten können, sich, von Hunger getrieben, an Eintagsfliegenlarven heranmachen.

Wieviel Monate oder Jahre nun die Larven so im Wasser leben, bis sie schließlich zum Luftleben übergehen, vermag ich nicht bestimmt zu sagen. SWAMMERDAM (1737, p. 240) nimmt für *Palingenia longicauda* 3 Jahre an, da er beim Ausgraben der in Schlammröhren lebenden Larven zur Frühlingszeit Larven auf 3 verschiedenen Altersstadien, einem ganz jungen, einem mittlern und einem ältern gefunden habe. Von der Gattung *Habrophlebia* habe ich ebenfalls die verschiedensten Altersstadien gegen Ende Mai erbeutet. Von *Siphyl. lac.* aber habe ich um dieselbe Zeit stets nur Larven gefangen, die alle ungefähr auf derselben Stufe der Entwicklung standen und auch in demselben Jahre noch sich in das geflügelte Insect verwandelten. Demnach könnte man wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß diese Larven nach einem Jahre ihre Entwicklung abgeschlossen haben und dann zum Luftleben übergehen. Auch PICTET nimmt für die „platten“ Gattungen, zu denen nach seiner



Einteilung auch *Siphil. lac.* gehören würde, ein Jahr zur Entwicklung an, und die Fliegen der Gattung *Baetis* sollen nach ihm sogar zweimal im Jahre erscheinen, im Frühling und im Herbst; auch von den „schwimmenden“ Arten, zu denen *Cloeon* gehört, nimmt er zwei Erscheinungszeiten an (PICTET, 1848, p. 31—32). Von der Art *Callibaetis ferruginea* soll es nach BERRY (1903, p. 30) eine Frühlings- und eine Sommerform geben, die sogar hinsichtlich der Tracheenkiemen, der Schwanzborsten und der Segmentränder des Abdomens merklich voneinander verschieden sind.

*Siphylurus lacustris* erscheint zwar auch zu verschiedenen Zeiten des Jahres: in Westfalen gegen Ende Mai und Anfang Juni, in England im August (EATON, 1871, p. 126), in Sachsen und in der Schweiz im September (TÜMPEL, 1901, p. 97), aber nirgendwo ist sie bis jetzt zweimal im Jahre angetroffen worden. Daß sie bei uns in Westfalen schon so außergewöhnlich früh kommt, erklärt STEMPELL (1908, p. 23) nicht mit Unrecht als eine Anpassung an das oft frühe Austrocknen unserer kleinen Bäche. Auch die übrigen hier vorkommenden Eintagsfliegen gehen alle ungefähr zu dieser frühen Zeit zum Luftleben über.

### Nymphenstadium.

Gegen Ende Mai also ist die Larve von *Siphylurus lacustris* in ihr letztes Stadium, das der Nymphe<sup>1)</sup>, eingetreten. Auf diesem Stadium sind die Stigmen des Thorax schon ganz geöffnet, und die Nymphe kommt des öftern an die Oberfläche des Wassers, wahrscheinlich, um sich langsam an die Atmung durch die Stigmen zu gewöhnen. Auf diesem Stadium nehmen sie auch keinerlei feste Nahrung mehr zu sich. Die im Darm vorhandenen Fäcalien werden nach und nach ausgestoßen, bis schließlich der Tractus intestinalis ganz leer ist. Selten bleiben einige Reste zurück. Diese Tatsache

---

1) Ich will die Larve auf diesem letzten Stadium im Anschluß an CORNELIUS, FRITZE, PACKARD und andere Autoren immer mit der von LAMARCK eingeführten Bezeichnung „Nymphe“ nennen, mache hier aber ausdrücklich darauf aufmerksam, daß EATON dieses Wort für alle von mir unterschiedenen Stadien des jungen Tieres gebraucht. Er schreibt darüber: „Nymphs are young which live an active life, quitting the egg at a tolerably advanced stage of morphological development and having the mouth-parts formed after the same main type of construction as those of the adult insect.“ Gleichwohl aber finde ich es aus praktischen Gründen angebracht, die Scheidung in Larve und Nymphe beizubehalten.



ist übrigens schon 1737 von SWAMMERDAM bei *Palingenia long.* festgestellt worden. Er schreibt darüber (p. 249): „Wenn die Zeit herannaht, daß die Larve ihre Metamorphose vornehmen und sich in das fliegende Insekt verwandeln will, so wird keine Thonerde mehr im Innern des Darmes zurückgehalten, wie bei den Bienenlarven, bei der Seidenraupe und anderen Tieren, welche zur Zeit ihrer Metamorphose durchsichtig sind wie Krystall.“ Daß die Larven Schlamm- oder Tonerde fräßen, war allerdings ein Irrtum seinerseits, der wohl, wie LUBBOCK (1866, p. 482—483) meint, auf Rechnung der damals noch ziemlich mangelhaften optischen Hilfsmittel zu stellen sei.

Nach 2—3 Wochen rückt dann allmählich die Zeit heran, wo die Nymphe sich in das geflügelte Insekt verwandelt. Betrachtet man etwa 8—10 Stunden vor dieser letzten Häutung die Nymphe durch das Mikroskop, so sieht man, wie schon Mundwerkzeuge, Fühler, Beine und Schwanzborsten von der alten Wandung sich loszulösen beginnen und allmählich immer mehr davon zurücktreten. Bei Gelegenheit einer solchen mikroskopischen Betrachtung habe ich auch eine äußerst merkwürdige und interessante Entdeckung gemacht, die uns klar und deutlich zeigt, daß der mittlere Stummelschwanz bei all den betreffenden Gattungen nicht, wie man bisher immer geglaubt hat, durch Atrophie, sondern vielmehr auf ganz andere Weise entsteht und daß er durchaus nicht der ganzen Schwanzborste, sondern nur einem kleinen Teile derselben, und zwar den Basalgliedern, entspricht. Wenn es sich übrigens um eine regelrechte Atrophie handelte, so müßte man doch mit Recht erwarten, daß der Stummelschwanz nicht nur kürzer, sondern auch im Verhältnis dazu dünner würde und daß er vor allem auch nicht mehr eine so ausgesprochene Segmentierung zeigte. Das alles aber trifft ja durchaus nicht zu.

Ungefähr um die angegebene Zeit also beginnt die mittlere Schwanzborste sich einzuschnüren und zwar, je nach den einzelnen Individuen, am 5.—8. Basalglied, wie Fig. 5 es veranschaulicht. Bei einer Larve fand ich sogar anormalerweise die Schwanzborsten an zwei, durch 3 Ringel voneinander getrennten Stellen eingeschnürt. Die betreffende Einschnürung geht immer weiter vor sich, und schließlich hängt das Basalstück der Schwanzborste mit dem übrigen Teile nur noch durch eine ganz dünne Stelle, durch die sich auch noch die 4 Tracheen der mittlern Schwanzborste hinziehen, zusammen. Der abgeschnürte Endteil, der anfangs auch mit Ausnahme der

letzten Glieder von seiner Wandung zurücktrat und genau so wie der Basalteil und die seitlichen Schwanzborsten sich entwickeln zu wollen schien, bleibt nun bald hinter jenen zurück und beginnt fast ganz zu verkümmern, da ihm jene Einschnürung ja die Zufuhr der nötigen Lebenssäfte abschneidet. Man findet ihn schließlich nur noch als einen dünnen, gegliederten Gewebsstrang in der mittlern Schwanzborste der Nymphenexuvie liegen (cf. Fig. 2 u. 9). Der Basalteil dagegen und die seitlichen Schwanzborsten bekommen ein ganz anderes Aussehen, indem sich ihre einzelnen Glieder bedeutend in die Länge strecken und sich allseitig mit langen, nach hinten gerichteten Borsten bedecken. Da die seitlichen Schwanzborsten jetzt aber in der alten Hülle nicht mehr genügend Platz haben, so müssen sie sich notwendig in spiralige Windungen legen und schließlich sogar im letzten Abdominalsegment Unterkunft suchen. Wenn sie nämlich entsprechend lang geworden sind, so üben sie natürlich einen Druck auf das Abdomen aus und drängen dieses nach vorn. In dem so frei gewordenen Abdominalabschnitt können sie sich dann noch weiter ausbreiten, indem sie sich in Windungen legen. Da die mittlere Schwanzborste sich nicht verlängert hat, so muß sie bei diesem Vorschieben des Abdomens durch die seitlichen Schwanzborsten notwendig an jener eingeschnürten Stelle zerreißen, was denn auch tatsächlich geschieht. Diese Selbstamputation wird jedenfalls unter nicht geringen Schwierigkeiten vollzogen und ist gewöhnlich mit einem Blutverluste verbunden. Die eingetrockneten Blutreste kann man dann noch am Stummelschwanz oder an der Amputationsstelle vorfinden. Die 4 genannten Tracheen aber reißen auch jetzt noch nicht durch. Ihre elastischen Wände geben dem Zuge nach und strecken sich in die Länge. Fig. 9, nach dem Leben gezeichnet, läßt die soeben besprochenen Verhältnisse erkennen bei einer Nymphe, die zwar noch im Wasser umherschwamm, jedenfalls aber kurz vor ihrer Häutung stand. Ich habe mich natürlich nicht mit der bloßen tatsächlichen Feststellung dieser Amputation begnügt, sondern auch nach einer annehmbaren Erklärung für dieselbe gesucht. Ich will dieselbe aber erst am Ende der Besprechung der Biologie geben, da ich sonst in der Schilderung des Lebensganges vorgreifen müßte.

Kurze Zeit, nachdem die Amputation vollzogen ist, naht der große Moment heran, wo die Nymphe durch Häutung in die Subimago vom Wasser- zum Luftleben übergeht. Diese Häutung nun wird nicht, wie bei sehr vielen andern Eintagsfliegen nymphen, z. B.

auch bei *Habrophlebia* und *Palingenia*, auf der Wasseroberfläche vollzogen, sondern außerhalb des Wassers an Gegenständen, die aus dem Wasser hervorragen. Langsam kriecht die Nymphe an einem im Wasser liegenden Steine, an einem Schilfstengel oder einer sonstigen Wasserpflanze aus dem Wasser empor aufs Trockne (cf. STEMPPEL, 1908, p. 23). Doch bleibt oft noch die letzte Hälfte des Abdomens unter Wasser. Einmal begab sich eine Larve, die schon ganz aus dem Wasser herausgeklettert war, wieder völlig ins nasse Element zurück, weil für sie vielleicht noch nicht der rechte Augenblick zur Häutung gekommen war.

Sobald die Nymphe eine feste bestimmte Lage angenommen hat, bei der die Beine stets dem Körper anliegen, schwillt besonders der Thorax an.<sup>1)</sup> Er wird ganz hell und nimmt eine weißlich-graue Färbung an, während er vorher ganz dunkel gefärbt war. Dann platzt auf einmal die Haut in einer vorgebildeten Naht, die sich über Stirn und Thorax hinzieht, während das ganze Abdomen unverletzt bleibt (s. Fig. 2). Langsam kommt das neue Tier zum Vorschein. Die obere Stirn und der Rücken des Prothorax werden zuerst sichtbar. Vorsichtig wird der Kopf aus der alten Hülle hervorgezogen, und nun kommt das noch ganz hell gefärbte Tier, von den langen Schwanzborsten mechanisch geschoben, wie eine Mumie aus der alten Hülle hervor. Langsam und vorsichtig breitet es die Flügel aus, streckt die Beine von sich und zieht nun nach und nach, indem es mit den Beinen weiterschreitet, den Rest des Körpers mit den langen Schwanzfäden aus der Exuvie heraus — und die Subimago ist fertig.

Mitunter sitzen die Flügel in den Flügelscheiden so fest, daß das Tier sie überhaupt nicht oder nur zum Teil daraus hervorziehen kann, so sehr es auch seine Schwanzborsten gegen die alte Hülle

---

1) Das Beispiel von *Siphyl. lac.* zeigt uns, daß die Darstellung TUMPEL's (1901, p. 74—75) durchaus nicht allgemein gilt. Er schreibt: „Ist die Entwicklung des Tieres bis zur Verwandlung fortgeschritten, so sammelt sich zwischen der alten, der Larvenhaut, und der neuen und im Darm reichlich Gas an. Das so aufgeblähte Tier wird nun rasch von diesen Gasen an die Wasseroberfläche emporgehoben und dort schwimmend erhalten.“ Für alle Gattungen, welche die Häutung auf dem Trocknen vollziehen, und deren sind nicht wenige, gilt das nicht, und wahrscheinlich geschieht das eigentliche Aufblähen des Körpers auch bei den andern erst auf der Wasseroberfläche. Sonst könnte ja leicht bei irgendeinem auftretenden Hindernisse die Haut schon im Wasser platzen, und das Tier wäre unrettbar verloren.



stemmen mag. Die Schwanzborsten können infolgedessen auch nicht aus der alten Hülle befreit werden, und so muß das Tier die Exuvie immer mit sich herumtragen. Doch habe ich auch einen Fall beobachtet, wo bei einer Subimago nach langen, mühevollen Anstrengungen zwar nicht die Flügel gänzlich frei wurden, aber die Flügelscheiden zum großen Teil mit abgerissen wurden, so daß das Tier sich jetzt auch der ganzen Hülle entledigen konnte. In all diesen abnormen Fällen aber kann das Tier seine Flügel nicht entfalten. Zerquetscht man einem Tiere kurz vor der Häutung eine der Schwanzborsten, so kann es ebenfalls meistens die Häutung nicht vollziehen.

Die Tracheen, welche den Stummelschwanz noch bis dahin mit dem verkümmerten Gewebsstrange der mittlern Schwanzborste verbunden, vermögen sich jetzt nicht mehr genügend zu dehnen. Sie reißen durch, gewöhnlich an der Spitze des kegelförmigen Stummelschwanzes, und bleiben ebenso wie jener verkümmerte Teil in der Exuvie liegen (cf. Fig. 2). Bei einem Exemplar war der verkümmerte Teil aus der alten Hülle der Schwanzborste losgerissen und bis in das Ende des Abdomens gezogen worden. In der Exuvie der oben erwähnten Nymphe, bei der vorher eine doppelte Einschnürung zu sehen gewesen war, fanden sich nachher auch zwei voneinander getrennte Gewebsstränge, die nur noch durch 2 dünne Tracheen miteinander verbunden waren.

M. MONNIER führt das Hervorkommen des Insects aus der alten Hülle auf eine andere Ursache zurück, die mit seiner irrigen Auffassung über die Funktion der Tracheen zusammenhängt. Nach ihm vermitteln die Tracheen durchaus nicht bei dem Atmungsakte der Larven, sondern sie haben nur den Zweck, eine gleichmäßige Luftschicht unter der Haut der Nymphe auszubreiten, um jede Reibung zwischen Insect und seiner Hülle unmöglich zu machen. Die Atmung dagegen soll sich ähnlich vollziehen wie bei andern Wassertieren. Ferner sollen die Atmungsorgane der Nymphe nur dazu dienen, einen Vorrat von Luft im Ösophagus und Kropf anzuhäufen, und diese Luft, plötzlich durch den After ausgestoßen, soll mechanisch in einem Augenblicke und ohne Kampf das Insect aus seiner komplizierten Haut befördern (Darstellung nach VAYSSIÈRE, 1882, p. 97). Dagegen ist Folgendes zu bemerken:

Zunächst spielen die Tracheen, wie weiter unten bei der anatomischen Beschreibung des Tracheensystems gezeigt werden soll, unstreitig eine wichtige Rolle bei der Atmung. Sodann kann nach meiner Ansicht von einer „gleichmäßigen“ Luftschicht überhaupt nicht die



Rede sein, wobei wohl „gleichmäßig“ im Sinne von „überall gleich dick“ aufzufassen ist, denn Dichte, Druck und Temperatur der Luftschicht sind doch wohl sowieso überall gleich. Das Tier wird immer vermöge seiner Schwere mit dem einen oder andern Teile seines Körpers der Hülle aufliegen. An diesen Stellen wird auch eine Reibung möglich sein, und daß tatsächlich eine solche stattfindet, zeigt uns das Beispiel der Schwanzborsten in Fig. 9. Die Luftschicht kann bei der Nymphe höchstens plötzliche mechanische Einwirkungen von innen oder außen abschwächen oder mildern, aber durchaus nicht jede Reibung unmöglich machen. Ein flüssiges Medium an Stelle der Luft, glaube ich, würde noch mehr abschwächend wirken können. Irgendein gasförmiges oder flüssiges Medium aber muß doch zwischen dem Tiere und der Hülle auftreten, da sonst das Auskriechen aus der alten Hülle durch eine über Kopf und Thorax sich hinziehende Naht überhaupt unmöglich wäre, vielmehr das Insect solange warten müßte, bis ihm die Haut von selbst stückweise vom Körper fiel.

Ferner sind Ösophagus und Kropf der Eintagsfliegennymphe — wenn man überhaupt von einem Kropf sprechen kann — so eng und kurz, daß in ihnen eine kaum nennenswerte Luftmenge aufgespeichert werden könnte. Beide sind ferner bei der Subimago auf einen ganz engen Kanal reduziert. Daraus geht hervor, daß sie bei der Nymphe jedenfalls nicht als Luftreservoir fungieren.

Und wie endlich die plötzlich aus dem After ausgestoßene Luft das Insect in einem Moment aus der alten Hülle befördern soll, ist mir völlig unverständlich und den Tatsachen auch durchaus nicht entsprechend. Man denke nur an die langen, zerbrechlichen Schwanzborsten, an die dünnen Beine, an die weichen noch in den Flügelscheiden befindlichen Flügel, an die zarten Fühler, an die noch in ihren Hüllen sitzenden, immerhin noch ziemlich komplizierten Mundwerkzeuge, und man wird sich fragen müssen, wie sollte es ein momentan und nur in einer Richtung wirkender Luftstoß wohl fertig bringen, alle diese Teile unverletzt durch die im Verhältnis zur Gesamtkörperlänge nur kurze Naht herauszubefördern! Wenn die Häutung wirklich so vor sich ginge, würden jedenfalls die meisten Subimagines mehr oder weniger verstümmelt aus der alten Hülle hervorkommen.

Von einer ziemlich schnellen Häutung spricht auch LUBBOCK (1863, p. 483). Er hat das Auskriechen von *Chloeon dimitiatum* unter dem Mikroskop beobachtet und sagt, es seien keine 10 Sekunden

zwischen dem Platzen der Haut und dem Wegfliegen der Insecten vergangen.

Nach FRITZE (1889, p. 75) vollzieht sich die Metamorphose der Nymphe in die Subimago also: „Nach Ausstossung der festen Nahrung durch die Nymphe unmittelbar vor dem Ausschlüpfen der Subimago tritt das Wasser mit ziemlicher Kraft in den Darm, welcher hierdurch ausgedehnt wird. Mit der Ausdehnung des Darmes vergrössert sich zugleich die weiche Oberfläche des ganzen Tieres; die Nymphenhaut platzt, und die Subimago fliegt aus.“

CORNELIUS hat das Auskriechen der Nymphe von *Palingenia long.*, die sich auf der Oberfläche des Wassers häutet, an dem Lippenflusse beobachtet und schreibt darüber: „Die Nymphe kommt nicht geschwommen, sondern taucht wie ein Korkstöpsel aus dem Wasser hervor. Die Kiemenlappen und Schwanzborsten sind nicht ausgestreckt, sondern liegen untätig und schlotternd zusammengeschlagen, wie denn auch die ganze Oberhaut runzelig und verschrumpft ist und sich nicht mehr zu den bisherigen Verrichtungen eignet. . . . Eine ganz kurze Zeit, vielleicht nur eine halbe Minute, treibt die Nymphe auf der Oberfläche des Wassers, ohne sich zu regen, dahin. Jetzt fängt sie, erst langsam, dann etwas lebhafter, an, den Hinterleib nach beiden Seiten hin und her zu bewegen. Mittlerweile ist die Haut vorn am Kopfe bis zum Halse geborsten, während der ganze übrige Teil derselben unverletzt bleibt, und urplötzlich erheben sich die grossen, schönen Flügel über dem Wasser, während noch die Haut am Hinterleib festhängt; noch einige kräftige, schlickernde Bewegungen . . . und das Tier ist aus der Hülle befreit“ (1848, p. 21).

Bei *Siphil. lac.* vergeht, wie ich oft genug sowohl bei Tieren in der Gefangenschaft als auch in der Natur festgestellt habe, von dem Augenblicke an, wo die Haut platzt, bis zu dem, wo die Nymphe die alte Hülle völlig abgestreift hat, immer mindestens eine Minute, so daß man Zeit genug hat, um die einzelnen Vorgänge beim Auskriechen genau genug zu beobachten. Die Häutung dauert also in jedem Falle länger als einen Augenblick, und ein momentaner Luftstoß im Sinne MONNIER'S kann daher gar nicht in Frage kommen.

Vielleicht mißt man überhaupt der auftretenden Luftschicht allzuviel Bedeutung für das Platzen der Hülle bei. Denn es wäre ja sehr wohl möglich, daß das Tier, indem es Kopf und Thorax gegen die Hülle preßt, durch seine Muskelkraft dieselbe zum Springen bringt. Andererseits hat man bis jetzt die Mitwirkung der Schwanz-

borsten bei dem ganzen Akt viel zu wenig berücksichtigt. Von allen Autoren, deren Werke ich für diese Arbeit benutzt habe, sprach nur ein einziger — ich glaube, es war PICTET — die Vermutung aus, daß beim Auskriechen vielleicht auch die Schwanzborsten und Fühler aktiv beteiligt wären. Die Schwanzborsten schieben, indem sie sich strecken, tatsächlich das Tier so weit aus der Hülle heraus, bis die Flügel aus den Flügelscheiden und auch die Beine aus ihren Umhüllungen befreit sind, die dann ihrerseits wieder die Schwanzborsten frei machen. Vielleicht wird durch dieses Vorschieben des Körpers durch die Schwanzborsten auch jene Naht zum Springen gebracht. Mit dieser Funktion der Schwanzborsten wird auch die Tatsache erklärlich, daß die Schwanzborsten, die schon auf den Larvula- und Larvenstadien mit jeder Häutung relativ stets mehr an Länge zunehmen als der Körper, sich jetzt ganz besonders in die Länge strecken. Sie sind jetzt ungefähr so lang wie der Körper, bei andern Gattungen oft auch noch bedeutend länger. Für *Chlocon dim.* ist von LUBBOCK (1863 u. 1866) das Verhältnis der Länge der Schwanzfäden zu der des Körpers auf den einzelnen Stadien ziffermäßig angegeben.

Diese Häutung zur Subimago findet bei *Siphyl. lac.* den ganzen Tag über, vor allem aber abends, im Münsterlande etwa in der Zeit vom 24. Mai bis zum 12. Juni statt, und zwar erscheinen in den ersten Tagen immer nur vereinzelte Exemplare; dann kommt, auf wenige Tage beschränkt, die Hauptmasse, und hinterher finden sich noch etliche Nachzügler ein. Die von mir in der Gefangenschaft gehaltenen Eintagsfliegenlarven gingen, vielleicht infolge der ungünstigern Lebensbedingungen, immer bedeutend früher zum Luftleben über als ihre Artgenossen, die draußen in der Natur groß werden. Dieselbe Erscheinungsweise berichtet CORNELIUS (1848, p. 7) von *Palingenia long.*, nur mit dem Unterschiede, daß es bei dieser Art meist nur drei Flugtage gibt, den ersten für den Vortrab, den zweiten für die Hauptmasse und den dritten für die Nachzügler.

Das Wetter hat, wie auch ich konstatiert habe, tatsächlich großen Einfluß auf das Erscheinen der Eintagsfliegen. An kalten, stürmischen und regnerischen Tagen sah ich nicht nur keine geflügelten Insecten, sondern ich fing auch gegen sonst immer nur ganz wenige oder auch gar keine Larven. Nach PICTET (1843, p. 41) sollen die Eintagsfliegen zahlreicher erscheinen, wenn ein Gewitter naht oder das Wetter regnerisch werden will. Nach SWAMMERDAM (1737, p. 252) kommen sie in minder großer Zahl oder später nach



einem harten, langen Winter mit viel Schnee und Regen. Desgleichen sollen nach ihm große Dürre und Trockenheit ebenso von schädlichem Einflusse sein. Nach CORNELIUS (1848, p. 6) soll ein warmes, trocknes Frühjahr und ein sanfter Winter, wenig Regen und Schnee dem Erscheinen der Tiere günstig sein, während das Umgekehrte die Flugzeit verspäte, aber — im Gegensatz zu SWAMMERDAM — ohne Einfluß auf die Zahl sei. Ich glaube ferner, daß günstige Wetterverhältnisse für die ersten Monate der Entwicklung von ebenso großer, wenn nicht noch größerer Bedeutung sind. Hier im Münsterlande z. B. trocknen die in Frage kommenden Bäche, wie schon oben erwähnt, zur Sommerzeit mehr oder weniger aus. Wenn nun das warme Wetter länger als gewöhnlich anhält und große Dürre und Trockenheit sich einstellt, so ist es gar leicht möglich, daß die Tiere entweder gar nicht zur Entwicklung kommen oder im Laufe der Entwicklung zugrunde gehen. Wir haben nun im vorigen Jahre hier einen äußerst trocknen Herbst gehabt, dann war der letzte Winter sehr streng und dieser Frühling wieder kalt und trocken. Infolgedessen war der schon mehrmals erwähnte Güörtpott gegen Mitte Mai schon fast ganz ausgetrocknet, während er sonst noch bis in den Monat Juni hinein reichlich Wasser mit sich führt. Daran mag es auch wohl liegen, daß ich in diesem Jahre, obwohl ich bis Anfang Juni fast täglich eine Exkursion machte, doch nur ganz wenige *Siphurus*-Larven fing, während im vorigen Jahre der Fang ziemlich ergiebig war. Oder sollte es wohl darauf zurückzuführen sein, daß ich im ersten Forschungseifer vielleicht allzusehr unter ihnen aufgeräumt habe? Demnach wäre es in ähnlichen Fällen wohl anzuraten, im Interesse der zoologischen Forschung möglichst große Schonung zu üben, damit die betreffende Art nicht ausgerottet wird oder eingeht.

#### Subimagostadium.

Aus der Nymphe der Eintagsfliege, die ja der Puppe der andern Insecten entspricht, geht nun keineswegs schon gleich das geschlechtsreife Tier hervor, vielmehr muß das aus der Nymphenhaut ent schlüpfte Insect sich noch erst einer weitem Häutung unterziehen, ehe es das vollkommene Stadium einer eigentlichen Imago erreicht. Die Eintagsfliege auf diesem Stadium wird als Subimago bezeichnet; LUBBOCK (1866) nennt sie immer „Proimago“. Von einigen Autoren wird auch der Ausdruck „Pseudimago“ gebraucht, gegen dessen Anwendung aber EATON sich scharf verwahrt, da es eine etymologische



Widersinnigkeit sei, abgeleitet von zwei Worten, die verschiedenen Sprachen angehören. „Pseudidolum“ oder „Proidolum“ würde das latinisierte griechische mit dem lateinischen „Subimago“ gleichlautende Wort sein, wenn überhaupt eins nötig wäre. (EATON, 1888, p. 17).

Bis jetzt hat man vergebens in der großen Klasse der Insecten nach einem zweiten derartigen Beispiele für eine doppelte Häutung gesucht, obwohl man mit vollem Rechte annehmen darf, daß dieselben ursprünglich bei allen Insecten zu finden war. Auf zweifache Weise läßt sich der Verlust derselben erklären. Die erste Möglichkeit wäre die, daß die andern Insecten auf diesem Subimagostadium stehen bleiben, wie es selbst bei einigen Eintagsfliegen vorkommt, z. B. bei den Weibchen von *Palingenia long.*, und was ich auch von den Perliden vermute, deren Flügel genau dieselbe Haarbedeckung und denselben Fransenbesatz am Hinterrande tragen wie die Subimagines der Eintagsfliegen. Zweitens könnte man annehmen, daß sie die beiden Häutungen, die ursprünglich vielleicht sehr rasch aufeinander folgten (bei *Pal. long.* z. B. schon innerhalb 5 Minuten), bald zu gleicher Zeit vollzogen und so das Subimagostadium mit dem Nymphenstadium zusammenfallen ließen. Anfangs wurde dabei die Subimagohaut innerhalb der Nymphenhülle vielleicht noch deutlich abgeschieden. Im Laufe der Entwicklung aber setzten sich die beiden Häute immer weniger deutlich voneinander ab, bis sie schließlich gemeinsam nur noch eine einzige Haut, die jetzige Puppenhülle, bildeten.

Für jene Übergangszeit, wo sich noch zwei Häute bei der Puppe vorfinden, hat man schon vor einigen Jahrzehnten Beispiele gefunden. PACKARD schreibt (1889, p. 68): „In dem letzten Stadium von *Bombus*, gerade bevor die Imago ihre Puppenhülle verläßt, sind der Körper und die Glieder umgeben von einem dünnen Häutchen. Dieses Häutchen also hüllt die Motte ein, gerade bevor sie das Puppenstadium verläßt, und es wird abgeworfen, wenn sie die Puppenhülle häutet. Es ist wahrscheinlich identisch mit der Haut, die von der beweglichen Subimago von *Ephemera*, bald nachdem sie ihre Flüge unternommen hat, abgeschieden wird.“ Und HATCHETT JACKSON berichtet (1890, p. 174), daß auf einer gewissen Periode der Lepidopteren-Gruppe die Hypodermiszellen der Puppenhülle ein Cuticulargebilde abscheiden, welches man vielleicht als eine modifizierte Cuticula ansehen könnte, die innerhalb der ersten gebildeten Puppen-

cuticula abgeworfen werde und vielleicht mit der Subimagohaut der Eintagsfliegen zu vergleichen sei.

Die Haut der aus der Nymphenhülle hervorkommenden Subimago ist ganz weich und hell. Allmählich erst beginnt sie, sich zu härten und nimmt damit zugleich auch dunklere Farbe an. Auch die Flügel sind unmittelbar nach der Häutung noch so weich, daß sie das Insect noch nicht zu tragen vermögen. Infolgedessen findet man es kurz nach der Häutung immer noch in unmittelbarer Nähe der Nymphenexuvie sitzen. Während sie aber in der freien Natur, besonders wenn ein frisches Lüftchen weht, gewöhnlich schon nach wenigen Minuten ihre Flügel erheben und in irgendein in der Nähe befindliches Buschwerk fliegen, bleiben sie merkwürdigerweise in der Gefangenschaft oft stundenlang neben der alten Hülle sitzen oder bewegen sich höchstens einige Zentimeter davon. Gegen anspritzendes Wasser ist die Subimago durch eine ölige oder fettige Beschaffenheit der Haut geschützt. Dieselbe Beschaffenheit zeigen übrigens auch die Perliden-Imagines.

Ich hielt die Subimagines zum Teil in großen Gläsern, zum Teil aber auch in Pappschachteln mit gitterartig durchbrochenem Deckel. Auf den Boden legte ich einen mit Wasser durchtränkten Wattebausch. Während aber die in den Schachteln gehaltenen Exemplare fast durchweg unter dem durchbrochenen Deckel zu finden waren, saßen jene in den Gläsern immer auf dem Wattebausch, auch wenn man sie vorher davon entfernt hatte. Aus welchem Grunde sie das tun, läßt sich schwer sagen. Man könnte denken, daß die geflügelten Tiere, die ja ihrer verkümmerten Mundwerkzeuge und ihrer ganzen Darmbeschaffenheit nach keine feste Nahrung mehr aufnehmen und verdauen können, vielleicht doch noch Flüssigkeiten zu sich nehmen. Nach FRITZE (1889, p. 75) besteht allerdings der Darminhalt der Subimagines aus Wasser. Da aber nach demselben Autor im Darm der Imago nur noch atmosphärische Luft zu finden ist und doch die weiblichen Imagines z. B. immer am Wattebausch saßen, so muß das doch wohl noch aus einem andern Grunde geschehen.

Die Subimagines sitzen immer ganz ruhig da, so daß man sie für tot halten könnte. Nur wenn man sie durch Anhauchen oder Anstoßen beunruhigt, reagieren sie durch Bewegungen der Beine und Flügel. Sie stehen entweder auf allen 6 Beinen oder aber nur auf den 4 letzten. Die beiden vordern halten sie dann einander ziemlich parallel nach vorn gestreckt, so daß man sie dann leicht

mit Fühlern verwechseln kann, wie es z. B. nach SWAMMERDAM (1737, p. 112) und EATON (1888, p. 8) von CLUTIUS geschehen ist.

Das Subimagostadium von *Siphyl. lac.* dauert gewöhnlich 2—3 Tage, mitunter aber auch noch länger, also im Vergleich zu manchen andern Eintagsfliegengattungen<sup>1)</sup> verhältnismäßig lange. Eine weibliche Nymphe schlüpfte z. B. an einem Dienstag Nachmittag zwischen 2 und 6 Uhr aus, vollzog die Häutung zur Imago aber erst am Samstag Morgen zwischen 11 und 12 Uhr. Diese letzte Häutung des Tieres ist die schwierigste von allen, weil bei *Siphyl. lac.* auch die zarten, dünnen Flügel gehäutet werden. Gar oft mißlingt dieselbe, indem auf ähnliche Weise wie bei den Nymphen die Flügel allzu fest in der alten Hülle sitzen und nicht herausgezogen werden können. Das begegnet merkwürdigerweise bei den in der Gefangenschaft gehaltenen Tieren, besonders den Männchen, dann natürlich allen jenen Subimagines, deren Häutung aus demselben Grunde nicht vollständig gewesen war oder bei denen noch Reste der Flügelscheiden an den Flügeln hängen geblieben waren. Alle diese sterben über kurz oder lang dahin, ohne ihren eigentlichen Zweck, die Fortpflanzung und Verbreitung der Art, erfüllen zu können. In diesen großen Schwierigkeiten liegt vielleicht auch der Grund, daß die Subimagines mancher Eintagsfliegen (z. B. die Weibchen von *Pal. long.*) die Häutung zur Imago gar nicht vollziehen, sondern auf dem Subimagostadium stehen bleiben, und zwar ist das dann vor allem bei den Weibchen der Fall, einmal weil gewöhnlich die Weibchen den Männchen an Zahl bedeutend nachstehen, dann aber auch, weil ihre Erhaltung für die Fortpflanzung der Art am wichtigsten ist. Bei andern Gattungen wiederum wird nur ein Teil der Subimagohaut abgestreift, während z. B. dann die Flügel davon immer ausgenommen werden.

Die Subimagines von *Siphyl. lac.* häuten sich immer im Sitzen an Wasser- oder Uferpflanzen, an Sträuchern oder Bäumen usw. Zum Unterschiede von der Nymphe hat die Subimago dabei ihre Beine oftmals ausgestreckt, genau so wie das Tier sie beim Sitzen hält. Im übrigen vollzieht sich diese Häutung genau so wie bei der Nymphe, nur tritt hier die neue Haut schon bedeutend früher von der Subimagohaut zurück, und außerdem dauert diese Häutung, weil die Be-

1) Bei den Männchen von *Pal. long.* findet ja, wie schon einmal erwähnt, die Häutung zur Imago schon 5 Minuten nach dem Verlassen der Nymphenhaut statt (CORNELIUS, 1848, p. 22).



freierung der Flügel aus der alten Hülle bei der Subimago mehr Zeit als bei der Nymphe in Anspruch nimmt, entsprechend länger, etwa 2—3 Minuten, mitunter auch noch darüber. Die dünnen, weißlichen Exuvien, von denen Fig. 3 eine Abbildung gibt, bleiben dabei immer an der Unterlage haften. Daher tragen nach LEUNIS (1886, p. 525) die Eintagsfliegen den Namen „Uferhafte“ oder einfach „Hafte“.

### Imagostadium.

Durch diese letzte Häutung ist das Tier endlich in den geschlechtsreifen Zustand übergegangen. Da die Imago keinerlei Nahrung, wenigstens keine festen Nahrungsstoffe, mehr zu sich nimmt, so besteht ihre einzige Aufgabe in der Fortpflanzung und Verbreitung ihrer Art. Während der Hitze des Tages verbergen sich die Imagines in Sträuchern und Bäumen. An regnerischen Tagen verlassen sie überhaupt nicht ihren geschützten Platz. Wenn aber an schönen Tagen die Abendsonne am westlichen Horizonte zu sinken beginnt und ebenso, wenn sie des Morgens in aller Frühe im Osten wieder emporsteigt, dann verlassen die Imagines ihr Versteck und beginnen ihren eigentümlichen Hochzeitsflug, der von EATON (1888, p. 9) folgendermaßen beschrieben wird.

„Sie unterbrechen beim Fluge die Tätigkeit der Flügel und führen tanzartige Bewegungen aus, in der Vertikalen auf und ab — ein flatternder, rascher Aufstieg — und dann ein ruhiges, gemächliches Niedersinken, oftmals wiederholt. Während des Abstieges wird der weniger steil geneigte Körper getragen durch die halb ausgebreiteten bewegungslosen Flügel sowie die ausgestreckten Schwanzborsten und Beine.“

Ähnlich berichtet PICRET (1843, p. 38): „Ihr gewöhnlicher Flug ist senkrecht, und sie suchen nicht ihren Platz zu verändern. Man sieht sie in gerader Linie aufsteigen, und wenn sie in einer gewissen Höhe angekommen sind, lassen sie sich herabfallen, indem sie ihre Flügel ausspannen und ihre langen Schwanzborsten spreizen, welche ihnen als Fallschirm dienen. Dann verändert ein Schlag der einen und andern plötzlich die Richtung, und sie beginnen wieder emporzusteigen. Von einem spezifischen Gewichte, welches wenig von dem der Luft verschieden ist, bedarf es nur weniger Flügelschläge, um dorthin zu gelangen.“ Die Weibchen beteiligen sich nur selten an diesen eigenartigen Flugbewegungen. Natürlich vermögen die Imagines, wie GROSS (1904, p. 102) ganz richtig bemerkt, auch regelrecht wie die andern geflügelten Insecten zu



fliegen und zwar sowohl schnell als auch weit. Dadurch wird die Verbreitung ihrer Art bedeutend erleichtert, wenn man auch nicht mit Gross gerade anzunehmen braucht, daß sonst die Eintagsfliegen immer an den Ort ihrer Geburt gebunden wären.

Welchen Zweck dieser eigentümliche Hochzeitsreigen hat, läßt sich schwer sagen; vielleicht suchen die Männchen ihren weiblichen Artgenossen, die anscheinend von ihrem Versteck aus das Gebaren der Männchen verfolgen, dadurch zu gefallen und sie anzulocken. Plötzlich erscheint denn auch ein Weibchen und mischt sich unter die tanzenden Schwärme. Und alsogleich steuert eine Anzahl von Männchen von unten darauf zu. Eines derselben ist so glücklich, es zu erhaschen, und alsobald wird die Begattung vollzogen. Das Männchen umklammert mit seinen bedeutend verlängerten Vorderbeinen von unten den Prothorax des Weibchens, während dieses zu gleicher Zeit mit seinen ebenfalls, wenn auch nicht ganz so verlängerten Vorderbeinen den ersten Bruststring des Männchens von oben umfaßt. Nun krümmt das Männchen seinen Hinterleib hakenförmig aufwärts nach vorn und ergreift mit seiner Haltezange das Abdomen des Weibchens ungefähr in der Mitte des 7. Segments, indessen die langen Schwanzborsten zwischen die Flügel des Weibchens zu liegen kommen. Während der Paarung sinken die beiden Tiere allmählich nieder, aber die Begattung ist gewöhnlich, ehe sie den Boden erreicht haben, schon vorüber. Das Männchen hat einen Teil seiner Spermien an das Weibchen abgegeben, welches denselben, wie ich konstatiert habe, in einem besondern Receptaculum seminis aufspeichert und erst während der Eiablage an die aus den beiden Oviducten hervortretenden Eier abgibt. Die Männchen nehmen, wie ich durch biologische Experimente festgestellt habe, den Geschlechtsakt wiederholt vor, bis schließlich die völlige Erschöpfung eingetreten ist. Ein einmal begattetes Weibchen von *Siphylurus* aber nahm zum zweiten Male weder dasselbe noch ein anderes Männchen an, und wenn ein solches Weibchen von einem Männchen ergriffen wird, so krümmt es seinen Hinterleib so stark nach vorn aufwärts, daß es dem Männchen trotz aller Bemühungen niemals gelingt, das Abdomen mit der Haltezange an der richtigen Stelle zu erfassen. Andererseits aber habe ich auch einmal festgestellt, daß ein Männchen ein Weibchen ausschlug, dagegen ein anderes gleich darauf begattete. Die Begattung nimmt kaum eine halbe Minute in Anspruch.

Während nach der Trennung das Männchen seine Hochzeits tänze wieder aufnimmt, fliegt das befruchtete Weibchen zum Wasser

und entleert, indem es das Ende seines Hinterleibes vom Anfange des 8. Segments an fast senkrecht aufwärts krümmt, seine Eier in zwei kleinen fast ellipsoidischen Päckchen aus den paarigen Geschlechtsöffnungen einfach auf die Oberfläche des Wassers, unbekümmer darum, was aus ihnen werden mag. Die Eier werden vom fließenden Wasser gewöhnlich noch eine Strecke weit mit weggeschwemmt, sinken dann allmählich auf den Boden oder bleiben mittels besonderer Apparate an den im Wasser befindlichen Gräsern usw. hängen. Wird das Weibchen gleich nach der Begattung auf irgendeine Weise flugunfähig oder kann es nicht sobald irgendein Wasser erreichen, was man in der Gefangenschaft z. B. leicht bewirken kann, so läßt es seine Eier einfach zu Boden fallen.

Nach den Angaben der von mir benutzten Autoren wird die Paarung aller Eintagsfliegengattungen, bei denen man sie bis jetzt hat beobachten können, in derselben Weise vollzogen wie bei *Siphil. lac.* Ganz anders aber soll nach Tümpel (1901, p. 75) die Vereinigung der beiden Geschlechter bei *Pal. long.* stattfinden. Ich kann es mir nicht versagen, hier etwas näher darauf einzugehen, da über die Begattung dieser Eintagsfliege die verschiedenartigsten Berichte vorliegen.

SWANMERDAM schreibt (1737, p. 264—265) darüber: „Das weibliche Tier treibt gemächlich auf dem Wasser. Das Männchen hat verlängerte Vorderbeine. Es umklammert damit das Weibchen im Fluge, und während dieses seine Eier absetzt, entläßt das Männchen seinen Samen. Het welk alles, in de geschwinde kort beyt van haar leeven, soo haastig in sijn werk gaat, dat het mogelyk niet nauwkeuriger te andersoeken is.“ Daß die Begattung nicht eine äußere, sondern tatsächlich eine innere ist, hat man ja schon bald richtig gestellt.

Nach PICTET (1843, p. 58—59) soll die Begattung des Weibchens in der Luft stattfinden.

Einen ziemlich bis ins Einzelne gehenden Bericht bringt dann CORNELIUS, der nach seiner Angabe (1848) an der Lippe die Begattung verschiedentlich beobachtet hat. Er führt aus: „Zur Zeit, wenn die Menge der fliegenden Thiere ihre grösste Höhe erreicht hat, schwimmt eine grosse Zahl von Weibchen ruhig auf der Oberfläche des Wassers, indem sich diese Thiere ganz passiv verhalten, vom Wasser sich treiben lassen und den Besuch der Männchen erwarten, die über dem Wasser dahin fliegen. Jetzt setzt sich ein Männchen auf das Weibchen, das gewöhnlich nur dann unruhig

wird und zu entfliehen sucht, wenn mehrere Männchen sich um seinen Besitz streiten. Sobald nun die beiden in Ruhe gekommen sind, weiss das Männchen zur rechten Seite des Weibchens sich so hinabzusenken und zu wenden, dass es fast ganz unter das letztere zu liegen kommt. Der Hinterleib des Männchens steht dabei unter dem des Weibchens hervor. Das Männchen krümmt jetzt den Hinterleib so weit aufwärts nach vorn, dass es die Hinterleibsspitze des Weibchens erreicht, und die Begattung wird vollzogen. Dies alles geht äusserst rasch — vielleicht binnen einer Viertelminute vor sich. . . . Sie werden dabei von den Fischen, die sie sonst eifrig verfolgen, nie beunruhigt“ (1848, p. 32) und des weitern (p. 34): „Sobald das Männchen an der rechten Seite des Weibchens hinabgesunken ist und unter dem letzteren sich befindet, rückt dieses so weit nach vorn, dass es mit seinen Vorderbeinen auf den langen Vorderbeinen des Männchens ruht; ob es sich dabei mit seinen eigenen Vorderbeinen festklammere, wage ich nicht zu entscheiden, möglich ist es wohl. Jetzt muss das Männchen die Hinterleibsspitze nach vorn heraufbiegen, um das Weibchen zu erreichen, wie es auch wirklich geschieht. Dass unter solchen Verhältnissen der Kopf des Männchens durch die langen Vorderbeine auf der Oberfläche des Wassers gehalten wird, ist ebenso einleuchtend, als dass die beiden sichelförmigen Haken (Haltezangen) zum Festhalten sowohl auf dem Wasser als in der Luft unentbehrliche Instrumente sind.“

EATON gibt seine Ansicht folgendermaßen kund: „Das Männchen von *Pal.* hat sehr kurze Vorderbeine (!?). Sie paaren sich nicht zwischen Himmel und Erde, sondern auf dem Flusse, umgeben von Rivalen, welche sich auf dieselben aufschichten und sie umgeben, bis sie bedeckt sind von einer kämpfenden Masse derselben, die den Fluß heruntreibt wie ein Haufen Schaum und ihr Grab gewöhnlich im Munde eines grossen Fisches findet.“

TÜMPEL endlich wiederholt (1901, p. 75) die Angaben des CORNELIUS.

Vergleichen wir alle diese angeführten Berichte miteinander, so erkennen wir, daß sie sich in manchen wichtigen Punkten ganz und gar widersprechen, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß die Beobachtung der Paarung von *Pal.* aus manchen Gründen so schwierig ist. CORNELIUS selbst sagt ja, es sei ihm nicht gelungen, den Hergang ganz und gar so genau zu erkennen, daß alle Dunkelheiten und Zweifel als völlig beseitigt angesehen werden könnten, einmal



weil die Paarung ziemlich weit vom Ufer stattfand, dann weil sie nur zur Zeit der Dämmerung zu beobachten war, und endlich weil sie binnen einer Viertelminute vor sich ging (1848, p. 32—33). Alle diese Gründe aber rechtfertigen auch zugleich den Versuch, jenen Beobachtungen des Verfassers eine andere Erklärung zu geben.

Wenn ich nämlich alle Einzelheiten seines Berichtes berücksichtige und dabei bedenke, daß *Pal.* hinsichtlich der Begattungsorgane, der verlängerten Vorderbeine, des Stummelschwanzes usw. fast genau so wie sehr viele andere Eintagsfliegen, z. B. auch wie *Siphurur*, *Baetis* usw. gebaut ist, so halte ich es für sehr wahrscheinlich, ja sogar für ziemlich sicher, daß der eigentliche Begattungsakt auch genau wie bei jenen vollzogen wird und zwar in der Luft, wenn auch ziemlich nahe über der Oberfläche des Wassers. Denn wenn das Weibchen wirklich auf dem Wasser treiben sollte, so wäre das Männchen, um die Begattung zu vollziehen, nach der von CORNELIUS gegebenen Schilderung gezwungen, sich zum größten Teile unter die Oberfläche des Wassers zu begeben. Dann aber kann nicht mehr davon die Rede sein, daß Männchen wie Weibchen von den langen Vorderbeinen des Männchens getragen würden, auch hätte sich dann der ganze Vorgang jedenfalls den Blicken des am Ufer stehenden Beobachters entzogen. Es ist ferner bis jetzt noch nicht beobachtet worden, daß ein Männchen irgend einer Eintagsfliegenart sich unter das Wasser begeben hätte. Nimmt man aber an, daß die Begattung über dem Wasser in der Luft stattfindet, was ja auch von PRATER behauptet wird, so schwinden alle Bedenken. Die Tiere sind wohl imstande, die kurze Zeit, in welcher die Begattung vollzogen wird, sich schwebend zu erhalten, wenn sie dabei auch bis unmittelbar an die Oberfläche des Wassers herabsinken. Auch wäre dann sofort erklärt, warum die Fische sie bei diesem Geschäfte nicht beunruhigen. Es wäre daher wohl angebracht, den Paarungsvorgang bei dieser Eintagsfliegenart von neuem und zwar sowohl in der freien Natur wie in der Gefangenschaft genau zu beobachten, damit wir endlich völlige Klarheit darüber erhalten.

Es erübrigt noch, eine kurze Mitteilung über die Lebensdauer der Imagines zu machen. Nach EATON (1888, p. 8) „herrscht augenscheinlich eine gewisse Beziehung zwischen der Dauer des Subimago- und des Imagostadiums. Wenn das erstere 12—24 Stunden oder noch länger dauert, so währt das letztere länger als einen Tag; wenn aber die Häutung zur Imago nur wenige Minuten in Anspruch



nimmt, so ist sein Leben flüchtig. Es erlebt kaum den Abend oder den nächsten Morgen.“

Diese Ansicht wird auch durch die Lebensdauer von *Siphyl. lac.* gerechtfertigt. Denn wie das Subimagostadium, so währt auch das Imagostadium für gewöhnlich 2—3 Tage und, wenn die Tiere nicht zur Begattung gelangen, auch wohl noch länger, insbesondere bei den Weibchen. Ein Weibchen, das am 30. Mai vormittags zur Subimago geworden, schlüpfte am Nachmittage des 1. Juni zur Imago aus und lebte als solche bis zur Nacht vom 3. auf den 4. Juni. Sein ganzes Luftleben dauerte also fast 5 Tage. Die Weibchen sterben auch durchaus nicht sofort nach der Eiablage. Ein Weibchen, das morgens seine Eier abgesetzt hatte, lebte noch bis zur folgenden Nacht.

Nachdem wir nun einen Überblick über das ganze Leben von *Siphyl. lac.* gewonnen haben — das Leben der andern Eintagsfliegen verläuft mehr oder weniger auf gleiche oder ähnliche Weise —, ist es endlich auch an der Zeit, die schon oben bei der Beschreibung des Nymphenstadiums angekündigte Erklärung für die Amputation der mittlern Schwanzborste zu geben.

Da dieselbe jedenfalls mit ziemlich erheblichen Schwierigkeiten für das Tier verbunden ist, so ist wohl anzunehmen, daß ein bestimmter Zweck mit der Beseitigung dieser Schwanzborste verbunden ist. Weil nun die geflügelten Insecten nur die einzige Aufgabe haben, ihr Geschlecht fortzupflanzen und zu verbreiten, so ging ich von vornherein darauf aus, ob ich jene Tatsache nicht mit dem Geschlechtsleben dieser Tiere in irgendeinen Zusammenhang bringen könnte. Und siehe da, bald war die Lösung gefunden! Die mittlere Schwanzborste wird nur deshalb abgeschnürt, weil sie, wenigstens für das Männchen, ein Hindernis bei der Begattung darstellen würde. Während der Begattung befindet sich ja der Hinterleib des Weibchens zwischen den beiden seitlichen Schwanzborsten des Männchens. Wäre die mittlere Schwanzborste auch noch vorhanden, so wäre die symmetrische Lage gestört. Der Hinterleib des Weibchens und damit dessen beide Geschlechtsöffnungen kämen zwischen eine seitliche und die mittlere Schwanzborste zu liegen, während die beiden Begattungsglieder des Männchens sich zu beiden Seiten der mittlern Schwanzborste befinden. Die Begattung wäre also bedeutend erschwert, und das Sperma könnte längst nicht so sicher in die weiblichen Organe übergeführt werden. So ist es z. B. noch bei allen jenen Eintagsfliegen, die als geflügelte Insecten ihre 3 Schwanzborsten

behalten, wie *Ephemera*, *Potamanthus*, *Campsurus*, *Ephemerella*, *Ametropus* u. a. EATON gibt (1888) im ganzen von 15 Gattungen an, daß sie 3 fast gleichlange Schwanzborsten besäßen. Darunter wird von der Gattung *Atalophlebia* bei einigen Arten, doch nur selten, die mittlere Schwanzborste abgeworfen. Auffälligerweise sind sodann bei *Ephemera vulgata* die männlichen Begattungsglieder bei weitem nicht so gut entwickelt wie bei jenen Eintagsfliegenarten, die nur 2 Schwanzborsten haben. Sollte bei diesen 15 Gattungen die Paarung sich vielleicht in noch etwas anderer Weise vollziehen? Eine abermalige genaue Beobachtung würde uns darüber vielleicht Aufschluß geben können.

Als ein weiteres Bedenken gegen meine Deutung könnte man das anführen, daß auch die Weibchen ihre mittlere Schwanzborste verlieren, obwohl für sie dieselbe bei der Begattung durchaus nicht hinderlich sein würde. Dieses Bedenken aber läßt sich leichter beseitigen.

Wir haben es hier nämlich jedenfalls mit einem jener, in der Natur häufig vorkommenden Fälle zu tun, wo männliche Charaktere durch Vererbung auf die Weibchen übertragen werden, wie z. B. die blaue Farbe der *Lycaena*-Männchen.

Was uns aber noch schlagender beweist, daß das Entfernen der mittlern Schwanzborste ursprünglich nur für die Männchen in Betracht kommt, ist der Umstand, daß es einige Gattungen gibt, bei denen das Männchen die mittlere Schwanzborste abwirft, während das Weibchen dieselbe behält. In diesem Falle haben wir es also mit einem deutlich ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus zu tun. Dahin gehören *Polymitaerces*, *Pentagenia*, *Rhitrogena*. Bei *Caenis allecta* ferner macht sich dieser Geschlechtsdimorphismus sogar schon bei den Larven bemerkbar, indem bei dem Männchen die mittlere Schwanzborste bedeutend kürzer, bei dem Weibchen dagegen länger als die seitlichen Schwanzborsten ist.

Ich habe bei allen von mir benutzten Autoren immer sorgfältig geachtet auf die Angaben über Zahl und Länge der einzelnen Schwanzborsten auf allen Stadien beider Geschlechter und dabei alle möglichen Übergänge gefunden. Bei den Larven von *Baetis* ist die mittlere Schwanzborste kürzer als die seitlichen, etwa  $\frac{1}{8}$  so lang wie der Körper, während die seitlichen  $\frac{3}{4}$  der Körperlänge betragen.

Alle Eintagsfliegen haben mit wenigen Ausnahmen (einige *Heptagenia*-Arten, *Epeorus* und *Iron*) auf ihrem Larvenstadium 3 Schwanzborsten. Bei 30 Gattungen nun habe ich feststellen

können, daß auf dem Stadium der Subimago und Imago die mittlere Schwanzborste entweder teilweise kürzer als die seitlichen Schwanzborsten oder ziemlich rudimentär oder endlich ganz fehlend ist.<sup>1)</sup> Bei 2 Arten der Gattung *Dipteronimus* ist die mittlere Schwanzborste rudimentär, während sie bei allen andern Arten derselben Gattung mindestens halb so lang wie die seitlichen Schwanzborsten ist. Beim Männchen der Gattung *Pentagenia* ist die mittlere sehr rudimentär, während sie beim Weibchen nur wenig kürzer als die seitlichen ist. Bei den Gattungen *Chirotonetes* und *Colaburus* ist bei derselben Species die mittlere Schwanzborste bald rudimentär, bald fehlt sie ganz. Bei den Gattungen *Siphylurus* und *Atalophlebia* ist gewöhnlich ein Ansatz der mittlern Schwanzborste vorhanden, der aber auch, wenn auch selten, fehlen kann. Bei *Caenis* ist sie bald ein wenig länger, bald aber auch wieder ein wenig kürzer als die seitlichen. Und von den Unterschieden bei den Weibchen der Gattung *Palingenia* berichtet PICTET (1843, p. 56—57): „Bei *Pal. virgo* und bei einigen benachbarten Arten bleiben die drei Schwanzborsten fast ganz gleich, aber bei andern Arten, solchen wie *Pal. long.*, wird die mittlere wie beim Männchen gänzlich rudimentär. Ich habe nicht eine genügend grosse Anzahl Weibchen dieser ausländischen Art zu meiner Verfügung gehabt, um in dieser Hinsicht fertige Sache darbieten zu können. Vielleicht gibt es Zwischenfälle zwischen den beiden extremen Fällen, die ich zitiert habe.“ Bei *Oligoneuria* wiederum ist die mittlere Schwanzborste bei beiden Geschlechtern nur ein wenig kürzer als die seitlichen usw. usw.

Die Dreizahl der Schwanzborsten ist jedenfalls als die ursprüngliche anzusehen. Da aber die Männchen der Eintagsfliegen die mittlere Schwanzborste bei der Begattung als lästig und hindernd empfanden, so gingen sie im Laufe der Entwicklung dazu über, sich dieselbe zu amputieren. Diese Tendenz vererbte sich, und schließlich gelang es sogar den meisten Gattungen, wenigstens auf dem Embryonal- und mitunter selbst einigen Postembryonalstadien die mittlere Schwanzborste zu unterdrücken. Auf den spätern Postembryonalstadien aber tritt dann als eine Form von Atavismus diese Schwanzborste wieder auf, die bei den einen die seitlichen Schwanzborsten an Wachstum bald überholt, bei andern denselben gleich-

1) LEUNIS hat also durchaus nicht recht, wenn er (1886, p. 525—526) meint, daß die Eintagsfliegen 3 (seltner nur 2) sehr lange borstenförmige Schwanzfäden hätten.



kommt, bei dritten endlich mehr oder weniger kürzer bleibt. Nur die schon genannten Gattungen *Epeorus* und *Iron* sowie einige *Heptagenia*-Arten haben es fertig gebracht, die mittlere Schwanzborste auch während der spätern Larven- und Nymphenzeit völlig zu unterdrücken.

Fang und Aufzug der Larven von *Siphylurus lacustris*.

Mit einem sogenannten Kescher (Handfischnetz) bewaffnet, begibt man sich im Frühling an die oben bezeichneten Stellen, wo bisher schon die Larven von *Siphylurus* gefangen worden sind. Dort zieht man das Netz etwas behende, am besten gegen die Strömung, durch das Wasser und zwar nur an solchen Stellen, wo eine ziemlich reichliche Vegetation den Boden bedeckt, da sich dort die Larven gewöhnlich aufhalten, während sie an öden, sandigen Stellen überhaupt niemals zu finden sind. Da die Larven sich immer ziemlich fest an das Netz anklammern und man ein Fassen derselben mit den Fingern oder einer Pinzette möglichst vermeiden soll — es werden sonst die Tracheenkiemen, Schwanzborsten und Fühler leicht verletzt oder ganz abgerissen —, so muß man die Larven vom Netz abspülen, was man auf folgende Weise ziemlich leicht erreichen kann:

Sobald man das Netz aus dem Wasser gezogen hat, legt man in knieender Stellung den Stock desselben auf den linken Oberschenkel, dem Körper möglichst dicht an, und neigt den Oberkörper je nach Bedarf gegen den Oberschenkel. Dabei soll man die Öffnung des Netzes immer wagerecht halten, um Reibungen zwischen den einzelnen Netzteilen zu vermeiden. Bei dieser Haltung des Netzes hat man beide Arme völlig frei. Man könnte auch den Stock unter den linken Arm nehmen; dadurch aber wird man in der Bewegung dieses Armes gehemmt. Am bequemsten natürlich ist es, wenn ein Zweiter den Stock des Netzes festhält. Man nimmt dann in die rechte Hand ein schon vorher mit Wasser angefülltes Sammelglas von nicht zu enger Öffnung und steckt mit einem oder zwei Fingern der linken Hand von außen her das betreffende Netzstück, an dem die Larven festsitzen, in das Glas hinein und spült sie mit dem darin befindlichen Wasser vorsichtig los. Alles muß behutsam, aber doch so schnell wie möglich geschehen, damit die Larven bald wieder ins Wasser kommen.

Hat man einen weiten Heimweg, so tue man nur wenig Larven in jedes einzelne Glas, denn selbst wenn man eine ganze Anzahl Larven in einem einzigen Glase lebend nach Hause bringen sollte,



so sterben doch sehr viele noch nachträglich an den Folgen der mangelhaften Sauerstoffzufuhr während des Transports. Zu Hause setzt man die Larven in ein größeres, mit Sand, Steinen und Wasserpflanzen wohlversehenes Aquarium, worin sie meistens die nötige Nahrung von selbst vorfinden. Man vermeide aber, sie mit ihren oben genannten Feinden zusammenzubringen. Durch das Aquarium leite man einen ständigen Strom frischer Luft oder noch besser frischen Wassers. Man Sorge auch dafür, daß die Temperatur des Aquariums nicht allzusehr von der Temperatur abweicht, welche die Larven gewohnt waren. Auch müssen irgendwelche Gegenstände, Pflanzen oder Steine, aus dem Wasser hervorragen, damit die Nymphe daran ihre Häutung zur Subimago vollziehen kann.

Alle toten Exemplare hat man stets sorgfältig zu entfernen, da dieselben dem Wachstum und der Verbreitung von Saprolegnien sehr förderlich sind. Letztere führen gar leicht eine Massensterblichkeit herbei und befallen selbst die lebhaftesten Tiere. Diese Erfahrung hat auch schon VAYSSIÈRE bei *Prosopistoma* gemacht (1890, p. 40). Steht kein Aquarium zur Verfügung, so kann man sich auf folgende Weise helfen: Man nehme mehrere ziemlich tiefe und breite Glasschalen und baue sie stufenförmig übereinander auf derartig, daß sie alle ein wenig nach einer Seite geneigt sind. In die oberste Glasschale leitet man durch einen Schlauch von einer Wasserleitung aus ständig frisches Wasser oder lasse es auch direkt von der Leitung hineinlaufen; dann fließt das Wasser wie auf einer Kaskade, aus einer Glasschale in die andere. Auch hier darf man die Wasserpflanzen und Steine nicht vergessen. Man kann dann bequem alle Lebensvorgänge der Larve und Nymphe beobachten. Besondere Vorrichtungen zum Auffangen der Subimagines sind nicht nötig, da dieselben entweder in unmittelbarer Nähe der Nymphenhaut oder aber an den Fenstern des Zimmers fast bewegungslos sitzen und daher leicht ergriffen werden können. Man hält die Subimagines und Imagines in großen Gläsern oder in Schachteln mit durchbrochenem Deckel und lege in dieselben einen mit Wasser durchtränkten Wattebausch, um die Luft darin immer feucht zu erhalten.

Den, der sich Subimages oder Imagines für seine Sammlung präparieren möchte, verweise ich auf die Anweisungen dazu, die TÜMPEL in seinem Werke: „Die Gradflügler Mitteleuropas“, 1901, p. 82 gibt.

---

## II. Anatomie.

### Konservierungs- und Untersuchungsmethode.

Ehe ich an die eigentliche Beschreibung der einzelnen Organe herantrete, halte ich es für angebracht, über die verschiedenen von mir benutzten Konservierungsmethoden und deren Ergebnisse sowie über die Art und Weise der Untersuchung zu berichten. Die besten Resultate erzielte ich mit heißem Sublimat-Alkohol (zu gleichen Teilen) unter Beimischung von 1—2 Tropfen Eisessig, außerdem mit Chrom-Osmiumsäure, der sogenannten FLEMMING'schen Flüssigkeit, aber auch nur dann, wenn es sich um ganz frisch gehäutete Exemplare handelte, bei andern Exemplaren ließ sie sehr viel zu wünschen übrig, so daß ich diese Methode nicht besonders empfehlen möchte. Nicht ganz so gute Wirkung hatte die Anwendung einer kalten Sublimatlösung, ebenfalls mit einer Beimischung von einigen Tropfen Eisessig. Bei der Behandlung mit Pikrinsäure dagegen ließ die Konservierung sehr viel zu wünschen übrig. In allen Fällen wurden dann die Tiere in absoluten Alkohol übergeführt. Bei der Anwendung von Sublimat wurde außerdem dem schwachen Alkohol noch eine genügende Menge Iodtinktur zugesetzt und das Tier etwa 24 Stunden darin gelassen, bis alles Sublimat aus dem Tiere entfernt war. Aus dem absoluten Alkohol kamen die Tiere etwa 3—4 Stunden in Xylol, dann ebenso lange in Xylolparaffin und endlich einen Tag in reines Paraffin, um dann in Paraffin eingebettet zu werden.

Es empfiehlt sich, die Tiere je nach ihrer Größe ein- oder zweimal durchzuschneiden und zwar möglichst immer an verschiedenen Stellen, damit die Fixierungsmittel besser in alle Gewebe eindringen können. Da eine Färbung der Objekte in toto sich nicht empfahl, so mußten die einzelnen Schnitte gefärbt werden, und zwar wurden diese etwa 5 Minuten lang mit einer DELAFIELD'schen Hämatoxylinlösung behandelt, worauf dann eine kurze Nachfärbung mit einer wässrigen Eosinlösung erfolgte.

Die einzelnen Organe wurden sowohl makroskopisch, indem ich sie unter einer Lupe mit Nadeln präparierte, als auch mikroskopisch mittels lückenloser Schnittserien untersucht. Die Schnittserien wurden in einer Dicke von 10  $\mu$  in transversaler, frontaler und sagittaler Richtung geführt.

Was die dem Text beigegebenen Figuren anbelangt, so verdanke

ich die 4 ersten photographischen Aufnahmen Herrn Prof. Dr. STEMPELL, wofür ich ihm nochmals von Herzen danke. Fig. 45 ferner ist die Kopie einer Zeichnung VAYSSIÈRE's (1890, tab. 4, fig. 25), die Herr stud. math. H. HEINER angefertigt hat. Für diese Freundlichkeit sowie für seine sonstigen Gefälligkeiten hinsichtlich dieser Arbeit spreche ich ihm meinen wärmsten Dank aus. Alle übrigen Zeichnungen sind aus meiner eignen Hand hervorgegangen. Die Umrisse der Figuren habe ich zum Teil, um recht genau die Größenverhältnisse wiederzugeben, mit einem Zeichenokular entworfen, das Übrige aber alles freihändig gezeichnet.

### A. Äussere Anatomie.

#### Allgemeine Körperbeschreibung.

Die Larven wie die geflügelten Insecten sind langgestreckt, erstere aber breiter und in dorsoventraler Richtung mehr abgeplattet als letztere. Um einen Begriff von den Größenverhältnissen zu geben, will ich die Resultate einiger Messungen folgen lassen:

Länge der Larve ohne  
Schwanzborsten:

15 $\frac{1}{2}$  mm  
21  
17 $\frac{1}{2}$   
21 $\frac{3}{4}$   
21  
22 $\frac{1}{2}$   
22

Länge der  
Schwanzborsten:

7 $\frac{1}{2}$  mm  
9 $\frac{3}{4}$   
8  
10  
9 $\frac{1}{2}$   
10 $\frac{1}{4}$   
10

Länge der Subimago  
ohne Schwanzborsten:

18 mm  
20 $\frac{1}{4}$   
18  
20  
20 $\frac{3}{4}$   
20

Länge der  
Schwanzborsten:

18 mm  
20  
18 $\frac{1}{2}$   
20  
19 $\frac{1}{4}$   
19

Länge der Imago ohne Schwanzborsten:	Länge der Schwanzborsten:
20 mm	25 mm
22	24 $\frac{1}{2}$
21	26
21 $\frac{1}{2}$	27 $\frac{1}{2}$
22	24
20	24

Aus diesen Zahlen folgt zugleich, daß die Schwanzborsten bei den Larven nicht ganz halb so lang, bei den Subimagines ungefähr ebenso lang und bei den Imagines endlich länger als der Körper sind.

EATON gibt als Länge für die Subimago 11 mm, für die männliche Imago 15 mm und für deren Schwanzborsten 20 mm an (1871. p. 126). Die Larve, nach der TüMPPEL seine Zeichnung (1901, p. 111) angefertigt hat, ist 11 mm lang gewesen. Die Körperlänge der Imagines beträgt nach ihm 13 mm, die Schwanzborsten der Männchen 18—20 mm, die der Weibchen 17 mm (ibid. p. 97).

Vergleichen wir die Größenverhältnisse, so finden wir, daß die hier in der Nähe von Münster vorkommenden Tiere bedeutend größer sind. Die aus dem gebirgigen Sauerlande stammenden Exemplare waren im allgemeinen auch etwas kleiner als die hier in der münsterländischen Tiefebene lebenden. Sollte die Bodenbeschaffenheit vielleicht in einer Beziehung zum Wachsen stehen? Auch in der Färbung sind nach den Angaben von TüMPPEL und EATON, die sich allerdings nur auf geflügelte Tiere beziehen, einige Unterschiede zu konstatieren, auf die ich aber nicht näher eingehen will.

Der Thorax der Larve ist oben braunschwarz mit grünlichem Schimmer an manchen Stellen, auf der Unterseite braun mit hellgrünen Ringeln. Die Beine sind ebenfalls braunschwarz mit stark grünlichen Stellen. Doch sind die Vorderbeine etwas dunkler als die übrigen. Der Kopf ist heller als der Thorax. Um die Augen zieht sich je ein schmaler, heller Ring hin und über Kopf und Thorax eine ganz schmale, helle Linie. Der Hinterleib ist auf der Oberseite dunkelbraun mit graugrünen Stellen und einem breiten, dunklern Bande. Auf der Unterseite ist er gelblich-grün und trägt auf jedem Segment eine braune Uförmige Zeichnung, die nach hinten zu immer kleiner wird und auf den letzten beiden Segmenten in ein V übergeht. Desgleichen verlaufen auf der Unterseite vom



Thorax bis zu den spitzen Ausläufern des vorletzten Segments auf jeder Seite je eine schwarze Linie. Auf den spitzen Ausläufern der Hinterleibssegmente befindet sich oben stets ein dunkler Streifen, während die Unterseite ganz hell ist. Die Schwanzborsten sind wie der Hinterleib und die Beine grünlich-braun, am Grunde etwas dunkel und dann heller, mit Ausnahme des zweiten Drittels, welches immer ganz dunkel, fast schwarz ist. Dunklere Ringel wechseln gewöhnlich mit hellern ab.

Der Thorax der Subimago ist ebenfalls braunschwarz, auf der Unterseite etwas heller, vor den mittlern und hintern Beinen mit je einem gelblichen Querstreifen. Die Beine sind etwas dunkler als bei der Larve, die Vorderbeine fast schwarz. Die Ansatzstellen der Flügel sind gelblich. Der angrenzende Flügelteil gelblich-grün und der Flügel selbst ganz dunkelgrau, nach der Spitze zu ins Schwärzliche übergehend. Der Kopf hat eine dunklere Färbung, die Fühler und Augen sind dunkelbraun bis schwärzlich. Der Hinterleib zeigt oben eine graubraune Farbe und trägt dort, wo die Segmente aneinander stoßen, gelbliche Ringel, unten dagegen ist er heller und trägt dieselbe Zeichnung wie bei der Larve. Die noch vorhandenen Spitzen sind schwarz geworden. Bei den Schwanzborsten wechseln gleichmäßig in der ganzen Länge stets etwas hellere Ringel mit dunkelbraunen ab.

Der Kopf der Imago ist schwärzlich. Die Augen sind fast ganz schwarz und haben ringsherum einen gelben Ring. Legt man eine lebende männliche Imago so unter das Mikroskop, daß das Licht von vorn und oben auf die geteilten Augen fällt, so erscheinen diese im violetten Schimmer. Der Thorax ist ebenfalls schwärzlich, doch gewöhnlich etwas heller als der Kopf, besonders auf der Unterseite. Hier befindet sich auch um die Ansatzstellen der Beine je ein hellgelber Ring. Die Beine selbst sind grünlich-schwarz, mit Ausnahme des Femurs, der ganz dunkel ist. Auch hier ist wieder das vordere Beinpaar dunkler, und dessen Füße sind fast schwarz. Die Flügel sind glänzend, an der Basis etwas gelblich, im übrigen aber fast farblos und durchsichtig. Der Hinterleib ist ähnlich wie der Thorax braunschwarz mit hellern Ringeln, von denen die ersten grünlich, die mehr nach dem Ende zu gelegenen dagegen hellbraun sind. Diese Ringel treten bei den im allgemeinen dunkler gefärbten Männchen besonders deutlich hervor. Auf der Unterseite ist das Abdomen gelb und trägt die uns schon bekannte, hier braunschwarze Uförmige Zeichnung auf jedem Segment. Auch hier sind die Seg-

mentspitzen ganz schwarz. Die Schwanzborsten sind am Grunde graubraun und werden nach der Spitze zu heller. Die Übergangsstellen von einem zum andern Ringe sind immer dunkel gefärbt. Der Behauptung TÜMPEL's (1901, p. 97), daß beim Weibchen die Schwanzborsten ganz braun wären, kann ich nicht zustimmen. Es ist kaum ein Unterschied zwischen den Schwanzfäden bei beiden Geschlechtern festzustellen, höchstens sind die der Männchen ein wenig heller als die der Weibchen. Man kann aber durchaus nicht aus der Farbe der Schwanzborsten etwa auf das Geschlecht schließen, was sonst der Fall sein müßte.

Ich will an dieser Stelle auch schon alle jene Merkmale auführen, durch die sich die Subimagines von den Imagines unterscheiden. TÜMPEL (1901, p. 79) gibt deren 3 an: „Bei den Subimagines sind die Flügel trübe, es befinden sich bei ihnen meist am Hinterrande feine, allerdings nur mit Vergrößerung sichtbare Fransen, und die ganzen Flügel sind mit feinen Haaren besetzt.“ GROSS (1903, p. 93) gibt noch ein weiteres Merkmal: „Am Kopf der Subimago ist die Cuticula mit zahlreichen dicht stehenden Haaren besetzt, der Kopf der Imago dagegen ist nackt.“ Ich habe nun festgestellt, daß überhaupt der ganze Körper der Subimago, auch Beine und Pedicellum der Fühler, über und über mit unzähligen winzigen, erst bei mehrerer hundertmaliger Vergrößerung sichtbaren Härchen oder Stacheln bedeckt ist, die dicht gedrängt nebeneinander stehen, während bei den Imagines nichts davon zu bemerken ist. Ich halte dieses Merkmal von den bis jetzt bekannten für das wichtigste, da es uns in den Stand setzt, irgendwelche beliebige Stücke eines geflügelten Insects mit Sicherheit dem Subimago- oder Imagostadium zuzuweisen. Das kann von praktischer Bedeutung werden, wenn man die Tiere zwecks besserer Konservierung in mehrere Teile zerschnitten hat. Ist ferner die Länge der Schwanzborsten nicht einige Millimeter größer als die des Körpers, so handelt es sich mit ziemlicher Gewißheit um eine Subimago, andernfalls um eine Imago. Dergleichen nebensächliche Unterscheidungsmerkmale ließen sich noch mehrere auführen.

### Der Kopf und seine Anhänge.

Kopf. Der Kopf der Larve hat, von vorn gesehen, nahezu ellipsoidische Gestalt. Die untere Stirn und der Clypeus stehen ungefähr senkrecht zu der Sagittalachse des Körpers. Darum bieten auch die von TÜMPEL (1901, p. 101) gegebenen Zeichnungen eine

Vorder- und Rückenansicht, nicht aber eine Ansicht von oben und unten, wie der Verfasser schreibt. Was bei einer Dorsalansicht alles vom Kopfe zu sehen ist, zeigt uns Fig. 1. Die Zeichnung A in fig. 27 bei TUMPEL entspricht übrigens durchaus nicht der Wirklichkeit. Man vergleiche z. B. die Oberlippe dieser Figur mit der auf der folgenden Seite stehenden. Die erstere ist vorn sehr scharf abgerundet, letztere aber ausgebuchtet. Auch fehlen in der fig. A vollständig die 3 Punktaugen, die doch schon bei der Larvula vorhanden sind. Darum habe ich es für angebracht gehalten, in Fig. 8 eine möglichst genaue Wiedergabe der wirklichen Verhältnisse zu geben.

Die ganze, nach hinten durch das Foramen occipitale geöffnete Kopfkapsel setzt sich zusammen aus einem gewölbten dorsalen und einem mehr flachen ventralen Teile, von VAYSSIÈRE (1888, p. 25—26) Mundfeld<sup>1)</sup> genannt. Derselbe Verfasser unterscheidet noch ein drittes, hinteres oder Basalfeld, das aber eigentlich zum innern Kopfskelet gehört.

Der obere Teil des Dorsalfeldes wird gebildet vom sogenannten Epicranium, das hier aus 2 symmetrisch zur Medianlinie des Körpers gelegenen Hälften besteht, die auf der obern Stirn durch eine Naht voneinander getrennt sind und je 1 Facettenauge und Ocellum tragen. An das Epicranium schließt sich nach vorn an der Clypeus, der ebenfalls aus 2 Stücken besteht, einem obern, der die beiden Fühler und das mittlere Ocellum trägt, und einem untern, die beide durch eine Einsenkung ziemlich scharf voneinander zu unterscheiden sind.

Labrum. Als ein Anhang des untern Clypeus wäre dann noch das Labrum oder die Oberlippe zu nennen, die ja nicht etwa durch Verwachsung von Extremitäten entstanden, sondern nur als eine unpaare Hautfalte zu betrachten ist. Sie hat, wie der untere Teil des Clypeus, ungefähr die Gestalt eines Rechtecks, ist aber vorn

---

1) KIRMAYER (1909, p. 3) schreibt über den Kopf der Larve von *Vespa vulgaris*: „Die größere dorsale Hälfte besteht aus dickem Chitin. Ich nenne sie Kopfkapsel. Eine kleinere ventrale Zone um die Mundöffnung dagegen bleibt zeitlebens weichhäutig. — Dadurch wird dieser Bezirk in den deutlichen Formgegensatz zu der starren Kopfhälfte gebracht, so daß die Einführung eines besonderen Namens sich empfiehlt. Ich schlage dafür den Ausdruck „Mundfeld“ vor.“ Eben diese Bezeichnung ist also schon 21 Jahre vor KIRMAYER durch den Franzosen VAYSSIÈRE eingeführt worden.



an den Ecken etwas abgerundet und in der Mitte ein wenig eingebuchtet. Seitlich von der Naht, durch die diese beiden Teile voneinander getrennt sind, befinden sich besonders starke Chitinverdickungen.

Epipharynx. VAYSSIÈRE (1882, p. 108) hat zwar bei *Heptagenia long.* keine Spur eines Epipharynx gefunden und sagt: „Das Fehlen dieses Organs hat nichts Erstaunliches, denn im allgemeinen scheint die Gegenwart eines Hypopharynx, besonders wenn er gut entwickelt ist, die des Epipharynx auszuschliessen,“ und ich habe den Epipharynx auch bei keinem andern Autor erwähnt gefunden.

Bei *Siphil. lac.* aber sind offenkundig beide vorhanden, wenn der Epipharynx vielleicht auch nicht ganz so ausgesprochen entwickelt ist wie bei manchen andern Tieren. Während die Oberlippe auf der Unterseite vorn und an den Seiten mit längern Borsten versehen ist, die vielleicht zum Tasten dienen, zieht sich jederseits von der Mitte der Oberlippe und zum Teil des untern Clypeus je ein mit zahlreichen Härchen besetztes Feld hin. Diese Härchen sind kaum  $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{5}$  so lang und auch entsprechend dünner als jene Borsten. Am distalen Ende tragen diese beiden Felder außerdem noch etwas längere und zugleich dünnere Härchen. Auf der Grenze zwischen Oberlippe und Clypeus befindet sich eine Erhöhung, die nach vorn zu allmählich abfällt und ebenfalls mit zahlreichen Härchen derselben Art besetzt ist. Zwischen und auf diesen 3 Feldern befinden sich viele Grübchen, die wohl als Geschmacksrübchen zu deuten sind. Nach außen von diesen Feldern ist die Oberlippe außerdem mit zahllosen winzigen Stacheln besetzt. Außer diesen drei Feldern ist noch ein viertes, ganz schmales vorhanden, auf der Unterseite des untern Clypeus und zwar rechts von jenen Feldern. Es ist mit denselben Härchen bestanden wie das distale Ende der beiden ersten Felder. Ein fünftes Feld links wiederum trägt dieselben Härchen wie die drei ersten Felder.

Das Ventralfeld, in dessen Mitte sich die Mundöffnung befindet, besteht aus einem einzigen großen Stück, das keine besondern Teile erkennen läßt.

Tentorium. Außer der äußern, ziemlich festen Kopfkapsel findet sich auch ein inneres Kopfskelet, das sog. Tentorium. Dieses ist bei *Siphil. lac.* sehr gut entwickelt und hat große Ähnlichkeit mit dem innern Kopfskelet von *Anabrus*, das von PACKARD (1903, p. 49, Fig. 33) abgebildet ist und Vförmige Gestalt hat. Das Hauptstück des Tentoriums bildet eine zentrale Platte oder, besser gesagt, eine



Doppelplatte, deren Hohlraum mit der Außenwelt durch die noch näher zu beschreibenden Fortsätze in Verbindung steht und die parallel dem Ösophagus unterhalb desselben verläuft, unmittelbar über dem Unterschlundganglion, aber nur mit dem vordern Teile unter dem Oberschlundganglion. Von der Doppelplatte also gehen die Chitinbalken, sog. Endosterniten, ab, die auch zum größten Teile hohl sind. Vier davon sind nach vorn gerichtet, und zwar gehen zwei davon, die Hauptstützen *a*, schräg aufwärts nach vorn zur Antennenhöhle, um welche sie in Form eines Reifens verlaufen. Die beiden andern, Nebenstützen *b*, enden unterhalb des Clypeus und zwar zwischen diesem und der Basis der Mandibeln. Ihr Hohlraum steht sowohl mit der Außenwelt als auch mit der Mundhöhle in Verbindung. Jeder von ihnen entsendet wieder einen Nebenzweig *c* in die entsprechende Mandibel, der dort als Ansatzstelle für die kräftigen Mandibelmuskeln dient. Ganz hinten gehen jederseits von der Tentoriumplatte noch zwei weitere Kanäle ab, die an der Hinterseite des Kopfes ausmünden und zusammen mit der Zentralplatte einen vollständigen Querkanal durch den Kopf bilden. PACKARD (1903, p. 49) bezeichnet diese Endosterniten „als solide chitinige Fortsätze“.

Ich will nun nicht bestreiten, daß hier und da das Lumen bei dem einen oder andern Kanal sehr eng ist und selbst ganz verschwinden kann. Bei den Hauptästen aber handelt es sich tatsächlich um Kanäle, wie man auf Schnitten sehr leicht konstatieren kann. Daß aber auch die scheinbar soliden Stellen aus Hohlgebilden hervorgegangen sind, kann man daraus schließen, daß die innern Chitinleisten auf allen Seiten von einer Hypodermis umgeben sind, genau wie bei den hohlen Stützen.

Welchen Zweck nun hat das Tentorium? Nach PACKARD (1903, p. 49) soll es die Wände des Kopfes stützen und spannen. Aber sind die Wände des Kopfes etwa schwächer als die des Thorax? Und haben diese nicht einen ebenso starken Zug durch die daran angehefteten Bein- und Flügelmuskeln auszuhalten? Und doch entbehren sie völlig solcher Stützen. Auch in dem Schutze des Nervensystems gegen Verletzung durch die Bewegungen des Ösophagus kann m. E. ihre eigentliche Funktion nicht bestehen. Nach HENNEGUY (1904, p. 28) soll das Tentorium zum Teil die Aufgabe haben, das Hirn zu stützen. Ich habe aber nirgends einen diesbezüglichen Zusammenhang zwischen beiden gefunden. Seiner andern Meinung aber stimme ich völlig bei, daß es nämlich hauptsächlich den Zweck

hat, Ansatzstellen zu bieten für all die zahlreichen Muskeln, die der Bewegung der Kopfanhänge dienen. An die Nebenäste *c* setzen sich Muskeln der Mandibeln an, an die Zentralplatte die der ersten Maxille, an die Querkänäle Muskeln der beiden Föhler. Von den Nebenstützen *b* geht je ein muskulöses Aufhängeband zum Ösophagus und zwar gleich hinter den beiden Connectiven. Der Meinung, daß es sich um umgewandelte Tracheen handle, kann ich nicht zustimmen. Es sind entweder Weiterbildungen des Ectoskelets oder aber, was mir das Wahrscheinlichste dünkt, die in das Innere verlagerten restierenden Skeletteile der rückgebildeten Kopfsegmente.

Mit der Verwandlung der Nymphe in die Subimago tritt auch manche Veränderung in der Beschaffenheit des Kopfes ein. Bei der Larve verläuft von der Unterseite des einen Facettenauges ausgehend eine helle Linie schräg nach vorn bis an die Grenze zwischen oberm und unterm Teile des Clypeus und dann in derselben Weise schräg rückwärts zum andern Facettenauge hin. Alles nun, was unterhalb dieser schrägen Linie liegt, ist bei der Subimago verkümmert und unter den obern Teil des Clypeus zurückgezogen. Die Ränder längs der gelben Linie sind nach innen und unten umgeschlagen und laufen nach vorn hin in eine ziemlich scharfe Spitze aus. Der Kopf der Subimagines und Imagines hat also in der Vorderansicht jetzt ungefähr die Form eines auf die Spitze gestellten gleichschenkligen Dreiecks. Bei dem männlichen Tiere fallen außerdem die stark vorgewölbten Facettenaugen auf. Da ferner bei der Subimago und noch mehr bei der Imago die Mundteile ganz verkümmert sind, so kann es uns nicht wundernehmen, daß auch das Tentorium zum Teil rudimentär, zum Teil bedeutend schwächer geworden ist.

Antennen. Als Anhänge des Kopfes kämen zunächst die Antennen oder Föhler in Betracht. Diese erheben sich von kleinen Erhöhungen des obern Clypeusteiles. Sie sind pfriemenförmig und verhältnismäßig klein, etwa  $1\frac{3}{4}$ —2 mm lang. Sie bestehen aus 3 Teilen, aus dem kurzen, zum Teil becherförmigen Basalteil, dem mindestens noch einmal so langen Pedicellum und dem aus 12 Gliedern bestehenden Flagellum. Die beiden dem Pedicellum anliegenden Glieder der Geißel sind häufig nur undeutlich voneinander getrennt und mitunter fast ganz verschmolzen, so daß man in diesem Falle nur 11 Glieder zählen kann. Die Spitze des Flagellums trägt allemal mehrere Sinneshaare. Außerdem befinden sich über das ganze Flagellum zerstreut kleine Stacheln, an einigen Stellen auch ring-

förmige Grübchen. Ob dort Stacheln gesessen hatten, die abgebrochen waren, oder ob es sich um wirkliche Sinnesgrübchen handelte, habe ich mit der mir zur Verfügung stehenden Vergrößerung nicht mit Sicherheit entscheiden können.

Die Fühler der Subimago sind dünner und kürzer als die der Larve, etwa  $1-1\frac{1}{4}$  mm lang. Auch hier kann man, aber nur undeutlich, etwa 7–8 Ringel am Flagellum unterscheiden. Alle Haarbildungen des Flagellums aber sind verschwunden, und statt dessen ist es mit chitinigcn Leisten versehen, die ineinander verlaufen und der Oberfläche ein netzartiges Aussehen verleihen. Das Pedicellum aber ist mit den schon erwähnten, für die Subimago charakteristischen, kleinen Härchen über und über bedeckt, die bei der Imago wieder völlig verschwunden sind. Bei dieser ist die Länge der Fühler ungefähr dieselbe geblieben. Die Fühler sind aber noch schlanker, dünner und heller geworden. Auch hier kann man noch, wenn auch mit ziemlicher Mühe, 8 Glieder am Flagellum konstatieren. Die Glieder an der Spitze sind sogar noch deutlich voneinander abgesetzt.

Da die Fühler, die bei den Larven schon ziemlich klein sind, ziemlich stark rückgebildet werden, so dürften sie wohl kaum eine besondere Rolle als Sinnesorgan bei den geflügelten Insecten spielen.

Kauwerkzeuge. Die wichtigsten Anhänge des Kopfes aber stellen ohne Zweifel die Kauwerkzeuge dar. Diese gehören zum Typus der kauenden oder beißenden Mundteile. Sie sind von Eaton (1888, tab. 50) sehr genau und der Wirklichkeit entsprechend abgezeichnet worden. Sie stimmten vollkommen mit meinen Zeichnungen überein, die ich darum nicht veröffentlicht habe. Die Originalzeichnungen Tümpel's (1901, p. 102, fig. 28) dagegen entsprechen nicht in allem der Wirklichkeit. Die Form der Oberlippe z. B. ist durchaus nicht rechteckig gezeichnet. Wenn ferner die beiden Kauflächen wirklich so ständen, wie seine Figur es angibt, so entstünde zwischen beiden beim Kauen ein erheblicher Hohlraum. Wie sollten sie dann aber gegeneinander wirken können? Endlich fehlt bei seiner Unterlippe Mentum wie auch Submentum.

Mandibeln. Bei den Mandibeln oder Oberkiefern sind Lobus internus und externus miteinander verwachsen, desgleichen ist der Stipes höchstens durch eine kleine Einschnürung von den beiden Kauladen abgesetzt. Zwischen den kräftigen endständigen Chitinzähnen und der medianwärts liegenden Kaufläche befindet sich an jeder Mandibel ein büschelförmiger Anhang, der vielleicht als Rest eines Palpus mandibularis zu deuten ist. Beide Mandibeln sind von



etwas verschiedener Form, was durch die verschiedene Lage und Beschaffenheit der zugehörigen Kaufläche bedingt ist, und zwar ist die linke merklich schmaler als die rechte. Die Kaufläche der linken Mandibel befindet sich auf der Unterseite und zwar parallel zum äußern Rande. Die Kaufläche der rechten Mandibel dagegen liegt auf der Oberseite und steht senkrecht zum äußern Rande. Letztere Mandibel läuft außerdem in eine Spitze aus. Die Spitze einer Kaufläche von unten gesehen zeigt uns Fig. 7. An dieser Figur sehen wir auch, daß die hier baumförmigen Chitinzähne ursprünglich wohl aus der Verwachsung von Borsten hervorgehen, die hier an der Spitze noch nicht zum vollen Abschluß gekommen ist. Parallel zu den in der Figur sichtbaren Zähnen verlaufen 14—16 Zahnleisten auf der Kaufläche. Die Zähne dieser Leisten sind völlig solide, und deren Krone hat sich nach einer Seite geneigt und zwar bei den beiden Mandibeln nach entgegengesetzten Seiten. Außerdem sind beide Kauflächen nach außen hin zum Teil mit zahlreichen Borsten bestanden. Die Kauflächen der rechten wie linken Mandibel tragen je eine Erhöhung und eine Vertiefung, die so gelegen sind, daß die beiden Kauflächen genau ineinander passen.

1. Maxillen. Die ersten Maxillen oder Unterkiefer zeigen schon eine Gliederung. Auch hier sind Lobus internus und Lobus externus miteinander verschmolzen, desgleichen mit ihnen der Stipes. Letzterer ist aber an einer kleinen Einkerbung von jenen zu unterscheiden. Die Cardines dagegen sind nicht zu unterscheiden. Am Ende der Maxillen befinden sich einige stärkere Chitinzähne und außerdem zahlreiche starke Borsten. Der Stipes trägt ferner den aus 3 Gliedern bestehenden Palpus maxillaris oder Kiefertaster, der eine ganze Anzahl Sinneshaare, insbesondere an der Spitze, trägt. BÖRNER (1909b, p. 105) vertritt die Ansicht, daß der dem zweiten Coxale entsprechende Lobus externus reduziert und nur das diese Lade tragende Glied mit dem Lobus internus (= 1. Coxalglied) zum Stipes vereinigt worden ist.

Labium. Die Unterlippe oder Labium, die durch teilweise Verwachsung der zweiten Maxillen entsteht, hat am meisten von allen Mundteilen die ursprüngliche Gliederung bewahrt. Das Submentum, welches aus den beiden Cardines hervorgeht, spaltet sich nach hinten zu. An dieses schließt sich nach vorn das Mentum an, welches durch die Verschmelzung der beiden Stipes entstanden ist. Diesem folgen dann die ungegliederten Innenladen oder Glossae sowie die gleichfalls ungegliederten Außenladen oder Paraglossae und



endlich zu äußerst die dreigliedrigen Palpi labiales oder Lippentaster. Die drei letzten Teile, die in drei verschiedenen Ebenen liegen, sind alle ziemlich stark behaart. An den innern Kauladen werden die Borsten nach der Spitze zu immer kleiner, dafür aber auch um so kräftiger. Außerdem ist die Chitinhülle der Spitze etwas verdickt. Bei den Außenladen sind die Borsten an den Spitzen kaum merklich kürzer als die nach dem Grunde zu sitzenden. Diese Laden tragen außerdem noch eine zweite Art von Borsten, die ungefähr 3–4mal so lang sind wie jene. Tümpel's Zeichnung (1901, p. 102, fig. 28 D) stimmt auch in den Größenverhältnissen nicht ganz. Die äußern Kauladen sind nämlich länger als die innern und umgreifen dieselben bedeutend mehr. Außerdem ist das endständige Glied des Tasters meistens ebenso lang und selbst noch etwas länger als das vorletzte. Der Lippentaster seinerseits trägt wieder Borsten, die ungefähr doppelt so lang sind wie die der Innenlade.

Hypopharynx. Vom Grunde der Mundhöhle endlich entspringt auf der oralen Seite der Unterlippe der Hypopharynx oder die Zunge, die hier bei *Siph.*, wie bei den meisten Eintagsfliegen, selten gut entwickelt ist. Er besteht aus einem unpaaren medianen und einem paarigen äußern Teile. Der mediane Teil hat in der Mitte eine Einsenkung, die beiden seitlichen Ränder derselben steigen nach der Basis der Zunge hin an und tragen dort je eine Chitinleiste; beide Leisten laufen schließlich zusammen. Diese stark chitinisierte Stelle stößt in der Ruhelage oben dicht an die beiden Kauladen der Mandibeln und spielt vielleicht auch beim Zerkleinern der Nahrung eine Rolle. Die beiden seitlichen Lappen der Zunge zeigen bei starker Vergrößerung vorn eine Einkerbung. Nach außen davon stehen Borsten, die lang und ziemlich dick sind, während nach innen zu zwar ebenso lange, aber viel dünnere Borsten stehen. Das mediane Glied dagegen hat nur sehr kleine Härchen. Über alle 3 Teile endlich sind allenthalben kleine Grübchen, die vielleicht als Geschmacksbecher zu deuten sind, zerstreut.

Mit dem Übergange zum Luftleben verkümmern bekanntlich die Mundwerkzeuge der Eintagsfliegen. Sie werden ganz weichhäutig, höchstens zeigen die Mandibeln noch eine schwache, chitinige Verdickung. Infolgedessen sind die Tiere nicht mehr imstande, irgendwelche feste Nahrung zu zerkleinern und zu fressen. Wenn man die Mundteile der Subimagines von unten her unter der Lupe mit feinen Nadeln vorsichtig präpariert, so findet man aber noch alle Teile wieder, nur sind sie bedeutend kleiner geworden. Erste

Maxillen, Labium, Hypopharynx zeigen noch deutlich ihre frühere Gestalt. Die Mandibeln dagegen sind fast gar nicht wieder zu erkennen. Die Kauflächen, die beweglichen Anhänge und endständigen Kauzähne sind verschwunden. An Stelle der erstern und letztern sind kleine fast gleichhohe Höcker getreten, von denen der endständige eine kleine Einkerbung zeigt. Die ganzen Mandibeln sind so stark verkleinert worden, daß, wenn man sie zusammenbiegt, sie sich höchstens noch berühren. Aus diesen Gründen schon ist ein Kauen völlig ausgeschlossen.

Die übrigen Mundteile behalten zwar ihre Gestalt, verlieren aber völlig alle Borsten und Haare, zum Teil auch ihre Gliederung; andererseits dagegen heben sich einzelne Teile schärfer voneinander ab als bei der Larve, z. B. die Innenladen der Unterlippe.

Bei der Imago sind die Mundteile noch weiter reduziert und so klein geworden, daß sie mit bloßem Auge gesehen als kleine Punkte erscheinen, während bei den Larven die einzelnen Teile sogar ziemlich deutlich ohne Lupe oder Mikroskop zu erkennen sind. Die Mandibeln sind hier noch mehr zusammengeschrumpft. Jener Höcker, der an Stelle der endständigen Zähne getreten war, hat sich jetzt in zwei Stücke geteilt, die beide ungefähr noch einmal so lang geworden sind und das Aussehen eines Tasters bekommen. Die Oberlippe ist nur noch als ein runzeliges, winziges Blättchen an der Unterseite des Clypeus zu konstatieren. Eigentümlicherweise trägt das Basalglied des Lippentasters anscheinend einen neu aufgetretenen Anhang, der sich nach dem Innern der Mundhöhle zu erstreckt.

### Der Thorax und seine Anhänge.

Thorax. Der Thorax ist mit dem Kopfe durch einen ganz kurzen Hals verbunden, der bei dem geflügelten Insect sich bedeutend in die Länge streckt. Vom Abdomen ist der Thorax nicht so gut abgesetzt, vielmehr ist er mit dem ersten Abdominalringe oben ganz eng verwachsen, während sich auf der Unterseite noch teilweise die Grenzen nachweisen lassen. Der ringförmige Prothorax, der bei der Larve ziemlich kurz, bei der Imago aber fast doppelt so lang ist, ist durch eine tiefe Furche, besonders bei den Imagines, von dem nachfolgenden Mesothorax getrennt. Dieser ist bedeutend breiter und länger, ungefähr tonnenförmig und mit dem letzten Brustringe, dem kurzen Metathorax, eng verschmolzen. Jeder Brustring trägt auf der Unterseite ein Paar Extremitäten.

Beine. Die Beine bestehen auch hier aus den typischen 5

Stücken: 1. Coxa oder Hüfte, 2. Trochanter oder Schenkelring, 3. Femur oder Schenkel, 4. Tibia oder Schiene, 5. Tarsus oder Fuß mit seinen Krallen. Das Bein der Larve trägt nur eine einzige schwach gekrümmte Kralle oder Klaue. Diese läuft in eine scharfe Spitze aus und ist ungewöhnlich kräftig. An der Basis der Vorderseite ist sie von stachliger und rauher Oberfläche, sonst aber glatt (cf. Fig. 12).

Bei den Larven sind bei beiden Geschlechtern alle Beine einander ungefähr gleich gebaut. Die drei ersten Stücke zusammen sind ungefähr so lang wie die beiden letzten zusammen. Das Gelenk zwischen Tibia und Tarsus ist nicht entwickelt. Beide bilden eine gerade Linie, so daß man hier von einem Tibiotarsus reden könnte. Das ganze Bein mit Ausnahme der Kralle ist mit Borsten besetzt, die man schon bei zehnfacher Vergrößerung an den Rändern als kleine Strichelchen wahrnehmen kann, und zwar am obern Bein spärlich, am untern Ende häufiger. Diese Borsten zeigen eine eigentümliche Beschaffenheit; je mehr man sich dem Ende des Beines nähert, um so mehr sind sie doppelt gefiedert, so daß sie ungefähr das Aussehen eines Farnblattes haben. Der Tibiotarsus ist besonders reich mit solchen Borsten besetzt. Den geflügelten Insecten dagegen fehlen sie vollkommen. Außer diesen gefiederten Borsten kommen auch noch glatte Borsten und etwa doppelt so lange Haarbildungen vor, die über das ganze Bein zerstreut sind. Welche Rolle die Beine im Leben der Larve spielen, habe ich schon oben unter der Biologie näher ausgeführt.

Bei den Subimagines ist schon eine erhebliche Veränderung mit den einzelnen Beinen vor sich gegangen. Alle Teile des Beines, mit Ausnahme der Coxa und des Trochanters, haben sich in die Länge gestreckt, am meisten aber der Tarsus, der sich auch zugleich in 5 Glieder geteilt hat. Die beiden Vorderbeine sind schon in beiden Geschlechtern länger als die übrigen, weil besonders Femur, Tibia und vor allem der Tarsus sich mehr als bei den beiden hintern Beinpaaren gestreckt haben. Bei den Tarsen der Vorderbeine sind die Glieder alle ungefähr einander gleich, bei den andern dagegen sehr verschieden lang; an den 4 ersten Tarsengliedern ziehen sich 2 Leisten hin, die in einen kräftigen Sporn auslaufen und bei den hintern Beinpaaren mit starken und spitzen, bei den vordern Beinen dagegen mit kurzen, stumpfen Borsten versehen sind. Auch bei der Subimago bilden Tibia und erstes Tarsusglied noch ein Ganzes, lassen sich aber sehr gut voneinander unterscheiden, da die Tibia



bedeutend breiter ist. Bei den Vorderbeinen der männlichen Imagines jedoch befindet sich zwischen Tibia und Tarsus ein Gelenk, das infolge seiner eigentümlichen Konstruktion ein Aufwärtsdrehen des Tarsus gestattet, was ja bei der Begattung von Wichtigkeit ist. Das letzte Tarsalglied trägt nicht, wie bei der Larve, nur 1, sondern 2 Fußkrallen, die hier auch anders gebaut sind als bei der Larve (vgl. Fig. 13). Sie sind wie ein Papageischnabel nach innen gekrümmt und tragen an der Innenseite einen häutigen, lappigen Ansatz. Diese stellen vielleicht die Haftapparate dar, mit denen sich die Subimagines festhalten und die auch wohl bewirken, daß nach erfolgter Häutung die Subimaginesexuvie immer an ihrer Unterlage sitzen bleibt. Wie der ganze Subimagineskörper, so sind auch die Beine von jenen eigentümlich kleinen Härchen dicht besetzt, doch sind außerdem auch längere Haarbildungen über das ganze Bein, mit Ausnahme der Krallen, verstreut.

Bei den Imagines tritt insofern noch eine Veränderung ein, als sich die vordern Paare, besonders beim Männchen, noch bedeutend in die Länge strecken, während die hintern Beinpaare ungefähr ihre Länge beibehalten. Die Vorderbeine beim Männchen sind 2mal so lang und beim Weibchen  $1\frac{1}{2}$ mal so lang wie die Hinterbeine. Die Borsten an den Tarsenleisten der Vorderbeine sind noch stumpfer geworden und haben fast ein papillenartiges Aussehen. Die Tibia derselben dagegen ist mit einer Reihe ziemlich spitzer Borsten versehen. Die Fußkrallen endlich sind noch kleiner und schmaler geworden, wie Fig. 14 veranschaulicht. Dieselbe Figur zeigt auch eine abnorme Bildung, die ich bei einer männlichen Imago vorgefunden habe. Ich habe keine Zeichnungen der Beine gegeben, da dieselben schon von EATON (1888, tab. 20 und tab. 50) abgebildet worden sind.

Flügelscheiden und Flügel. Als weitere wichtige Thoraxanhänge, die der Fortbewegung dienen, kämen die Flügel in Betracht. Deren gibt es bei *Siph. lac.* 2 vordere und 2 hintere.

Die sogenannten Flügelscheiden, in denen die Flügel allmählich entstehen, werden jedenfalls schon in den ersten postembryonalen Stadien als Imaginalscheiben angelegt, werden aber erst nach einigen Häutungen als Auswüchse an den Dorsalrändern des Meso- und Metathorax sichtbar. Sie nehmen mit jeder weiteren Häutung an Größe zu, bleiben aber doch, im Verhältnis zu den spätern Flügeln, die etwa 15mal so groß werden, verhältnismäßig klein. Die vordern



Flügelscheiden werden bedeutend größer als die hintern und überdecken diese in den letzten Larvenstadien.

Ungefähr im mittlern Lebensalter der Larve ist das Innere der Flügel mit einer körnigen Masse angefüllt, durch welche sich an Stelle der spätern Flügeladern hellere Streifen hinziehen. Außerdem bemerkt man im Innern zahlreiche feine Schläuche, die unverzweigt sind und überall ungefähr dieselbe Dicke zeigen. Auf einem spätern Stadium sind an die Stelle dieser kleinen Schläuche an Zahl bedeutend weniger, dafür aber etwa 15—20mal so dicke Schläuche getreten, die am Costalrande in Form einer zusammengedrückten Schlangenlinie, an den andern Stellen aber ganz durcheinander liegen. In dem letzten Larvenstadium endlich treten dann an der Oberfläche dieser schlauchartigen Bildungen feine kurze Härchen und am Hinterrande ziemlich lange borstenförmige Bildungen auf, die alle mit ihrer Spitze nach der Spitze der Flügelscheiden gerichtet sind. Sie spielen anscheinend beim Häuten der Flügel eine Rolle, indem sie sich wie Widerhaken in die Flügelscheiden einbohren. Gegen das Ende des Nymphenstadiums liegen die Flügel schon fertig in den Flügelscheiden, wie eine Ziehharmonika zusammengefaltet. Diese Faltung bleibt zum Teil auch noch nach der Häutung der Nymphe bestehen, so daß wir auf einem Querschnitt durch den Flügel eine Zickzacklinie erhalten.

Der Flügel der Subimago ist sowohl infolge der eigentümlichen Behaarung, die schon bei der allgemeinen Körperbesprechung des nähern beschrieben worden ist, als auch weil es sich eigentlich um Doppelflügel handelt, trübe und undurchsichtig. Die Vorderflügel sind länglich, 15—20 mm lang, ungefähr 3mal so lang wie ihre größte Breite beträgt. Sie haben die Gestalt eines stumpfwinkligen Dreiecks, dessen stumpfer Winkel der Costalader gegenüberliegt. Die Costalader macht nahe an der Flügelbasis einen kleinen Bogen nach auswärts. Der fast ellipsenförmige Hinterflügel ist nur doppelt so lang wie breit und ungefähr halb so lang wie der Vorderflügel. Die Costalader bildet hier nahe der Flügelbasis einen stumpfen Winkel, und die Hinterrandader ist viel schärfer gekrümmt als bei den Vorderflügel. Zwischen den einzelnen Hauptadern befinden sich immer Zwischenraumadern, die durch Queradern mit jenen verbunden sind. Zwischen der Postbrachialader und Analader befinden sich 2 Zwischenraumadern, die immer vorhanden sind. Die kleinen Zwischenraumadern wie auch die meisten Queradern dagegen variieren nicht nur bei verschiedenen Tieren, sondern sogar bei den

Flügeln ein und desselben Tieres und zwar sowohl der Zahl als auch ihrer Verbindung mit den andern Adern nach. Bei einer Subimago beobachtete ich einmal eine Abnormität, insofern die der Analader benachbarte Zwischenraumader nicht weit vom Flügelrande sich in 2 Äste gabelte, die sich bald nachher wieder vereinigten. Bei frisch gehäuteten Exemplaren sieht man, z. B. in der Cubitusader, sehr deutlich das Blut fließen. Auch befinden sich Tracheen im Flügel.

Bei der Häutung der Subimago zur Imago werden aber auch die Flügel gehäutet und sind nun ganz hell und durchsichtig. Die ganze Behaarung, die wir bei den Subimages antreffen, ist abgeworfen worden. Statt dessen haben wir nur an der Vorderrandader kurze feine Stacheln, die sämtlich mit ihrer Spitze distalwärts gerichtet sind. Diese Vorderrandader ist an der Flügelbasis besonders stark verdickt. Von der dritten Längsader geht in der Nähe der Flügelbasis eine Querader nach vorn über die zweite Längsader hinweg zur Costalader und bildet so mit dieser und der dritten Längsader ein stumpfwinkliges Flügeldreieck. Am Hinterflügel fehlt diese Querader. Am Hinterrande der Flügel zieht sich von der Flügelspitze bis zur Mündung der Analader nach rückwärts, parallel zum Rande, eine sogenannte „falsche Ader“ hin, die aus kleinen Fäden oder schuppigen Körperchen (*corps écailleux*) gebildet wird, wie sie PICTET (1843, p. 75—77) schon bei *Cloeon*, *Ephemera*, *Bactis* usw. beschrieben hat. Die Flügel sind durchschnittlich ein wenig größer geworden; sie sind beim Männchen 15—18 mm, beim Weibchen dagegen 20—22 mm lang. Das Weibchen hat wohl deshalb größere Flügel, weil es bei der Begattung nicht nur sein eignes Gewicht, sondern auch jedenfalls einen Teil vom Gewichte des Männchens zu tragen hat.

#### Das Abdomen und seine Anhänge.

Abdomen. Über die Zusammensetzung des Abdomens der Eintagsfliegen herrschen bis jetzt die größten Meinungsverschiedenheiten. PICTET sagt (1843, p. 54): „Dans toutes ces genres (*Ephemera*, *Bactis*, *Cloe* und *Potamanthus*) on compte neuf anneaux.“ Die meisten seiner Zeichnungen aber lassen ganz deutlich 10 Segmente erkennen. CORNELIUS (1848, p. 16): „Der ganze Leib der Nymphe von *Pal. long.* ist aus 14 Ringen mit ihren Nebenteilen und den Schwanzfäden zusammengesetzt, den ersten Ring nimmt der Kopf ein, die 3 folgenden machen die Brust aus, und die 10 letzten den

Hinterleib.“ HAGEL (1863, p. 1), LUBBOCK (1864, p. 67) und EATON (1871, p. 43) zählen ebenfalls 10 Segmente, HAYEK (1881, Vol. 2, p. 245) dagegen 11 Ringe. A. S. PACKARD jun. (1881) spricht von 10 Urumeren.

VAYSSIÈRE (1882, p. 29) sagt darüber: „Das Abdomen ist natürlich so wie bei allen Ephemeriden aus 10 und nicht aus 9 Segmenten gebildet, wie ihm gewisse Naturforscher zuteilen, z. B. MAURICE GIRARD, p. 365 seines Werkes *Traité d'entomologie*. Diese Zahl von 10 Segmenten ist nicht nur bei den Larven konstant, sondern auch bei den fertigen Insecten.“ Er meint, jene, die nur 9 Segmente zählen, seien irregeführt worden durch die Tatsache, daß das 1. Segment oft so innig mit dem Thorax zu einem einheitlichen Ganzen verbunden sei, und führt zugleich zwei Gründe an, warum dieser letzte Teil tatsächlich dem 1. Segment entspreche. Bei manchen Larven trage dieser Teil dieselben Tracheenkiemen wie die übrigen Segmente, und dann liege in dem Hinterleibe desselben das erste Ganglion der Abdominalkette, welches Nerven zu den Muskeln und Atmungsorganen dieses Segments entsende.

Letzterer Grund allerdings ist nicht stichhaltig, bei *Siphyl. lac.* z. B. ist, wie ich weiter unten noch zeigen werde, dieses erste Ganglion mit dem Metathoracalganglion verschmolzen. Man müßte demnach in diesem Falle ja das 1. Segment zum Thorax zählen.

HEYMONS (1896) vertritt ebenfalls die Ansicht, daß 10 Segmente vorhanden seien. TUMPEL (1901, p. 102) läßt den Hinterleib der Larve aus 9, den der Imagines (*ibid.*, p. 80) dagegen aus 10 Segmenten bestehen, und GROBBEN (1905, p. 545) nimmt ebenso wie HAYEK wieder 11 Segmente an.

Bei *Siphyl. lac.* jedenfalls lassen sich bei Larven wie geflügelten Insecten deutlich 10 Segmente zählen. Das 1. Segment ist auf der Unterseite noch ziemlich deutlich vom Thorax abgegrenzt. Außerdem trägt es wie die folgenden 6 Segmente Kiementracheen. Auch der innere Bau ist ganz analog dem des 2. Segments, nur fehlt das Ganglion, das ja mit dem Metathoracalganglion verschmolzen ist. Das 7. Segment trägt beim Weibchen die Eiklappe, die bei *Siphyl.* nur undeutlich entwickelt ist, und das 9. Segment setzt sich auf der Unterseite bei den Weibchen in die Bauchplatte fort, während beim Männchen von ihm die Haltezange entspringt. Vom 10. Segment endlich gehen die 3 Schwanzborsten aus. Unter der mittlern Schwanzborste liegt eine halbkreisförmige Platte, welche die Afteröffnung von oben bedeckt; es ist die sogenannte *Lamina supraanalis*



oder obere Afterklappe. Die beiden andern, tiefer sitzenden, seitlichen Afterklappen oder *Laminae subanales* bedecken die Afteröffnung von den Seiten her und unten. Bei den ältern männlichen Larven ist das Sternum des 9. Segments nach hinten hin verlängert und bedeckt zum größten Teile die Aftergegend, die bei der weiblichen Larve ziemlich frei bleibt. An jener Verlängerung entspringt die Haltezange. Das 10. Segment ist ebenso lang wie das 3. und 4.; das 1. und 2. sowie das 8. und 9. sind länger als die übrigen, und unter diesen wiederum ist das 9. Segment bei weitem am längsten.

Das ganze Abdomen ist in dorsoventraler Richtung abgeplattet und verjüngt sich apicalwärts immer mehr. Es ist bei der Larve gleichmäßig mit scharfen, starken Borsten — wohl zum Schutze — besetzt. Vom 3. Segment an sind die einzelnen Segmente mit Ausnahme des 10. an den Seiten in scharfe, nach hinten gerichtete Spitzen ausgezogen, und alle Ränder der ersten 9 Segmente sind auf der Oberseite gezähnt.

Bei den Subimagines und Imagines rollen sich jene Spitzen vom 3.—7. Segment einschließlich völlig nach unten hin ein, während die des 8. Segments einmal nach unten und innen umgeschlagen sind und die des 9. Segments unverändert bestehen bleiben. Auch fehlen den geflügelten Insecten jene scharfen Borsten, und die Segmentränder sind völlig glatt.

Tracheenkiemen. Von den Anhängen des Abdomens erregen die beständig vibrierenden Tracheenkiemen vor allem unsere Aufmerksamkeit. Die Tracheenkiemen sind weichhäutige Körperanhänge, in die hinein sich Tracheen erstrecken. Von den 7 ersten Hinterleibssegmenten tragen die beiden ersten je 2 Paar und die übrigen je 1 Paar Tracheenkiemen.

Die ersten Tracheenkiemen haben ungefähr Dreiecksform. Vom 3. Segment an nehmen sie ungefähr Ellipsenform an. Die am 4. und 5. Segment übertreffen alle übrigen an Flächengröße, und die des 6. und 7. Segments werden wieder kleiner. Die Kiementracheen der 6 ersten Segmente überdecken sich gegenseitig dachziegelartig und liegen in der Ruhelage fast horizontal, während die des 7. Segments frei sind und parallel zur Frontalebene stehen. Die Kiementracheen der beiden ersten Segmente sind am Rande etwas ausgebuchtet (cf. Fig. 10).

An jeder Tracheenkieme verläuft am Vorderrande bis zum distalen Ende hin eine chitinöse Leiste, die mit ziemlich kräftigen, spitzen Borsten besetzt ist, die nur an den zweiten Paaren der



beiden ersten Segmente fehlen. Das ist leicht erklärlich, wenn man annimmt, daß diese Leisten zum Schutze der Tracheenkiemen gegen mechanische Einflüsse von außen dienen sollen. Denn diese zweiten Paare werden von den etwas größern ersten Paaren völlig verdeckt und geschützt. Der Hinterrand der Tracheenkiemen ist ferner mit zartern Haarbildungen versehen. VAYSSIÈRE glaubt dieselben (bei *Heptagenia long.*, 1882, p. 31 u. 37) als Sinneshaare ansprechen zu dürfen, welche das Insect von der Gegenwart fremder Körper, die seinen Tracheenkiemen schaden könnten, benachrichtigen.

Entsprechend der Größe der einzelnen Tracheenkiemen ist auch die Verteilung und der Verlauf der Tracheen in denselben. Während in den vordern Tracheenkiemen von der Basis derselben aus eine ganze Reihe Stämme ausgehen, die sich weiter verzweigen, zeigen die beiden letzten z. B. nur noch einen einzigen Hauptstamm, von dem alle übrigen nach und nach ausgehen. Die Tracheenkiemen des 1., 3. und 7. Segments sind schon von EATON abgebildet worden (1888, tab. 50, fig. 17, 18 u. 19).

An der Vibration beteiligen sich nur die Tracheenkiemen der ersten 6 Segmente. Die des 7. Segments werden höchstens ein wenig passiv bewegt durch den von den andern erzeugten Strom oder dadurch, daß die des 6. Segments gegen sie anschlagen. Die Bewegung findet immer an beiden Seiten zugleich statt und ist am stärksten an den Tracheenkiemen des 4., 5. und 6. Segments zu beobachten.

Über die Funktion der Tracheenkiemen herrschen auch verschiedene Ansichten. Nach BURMEISTER (Vol. 2, 1838—1839, p. 792) ruft die Larve durch die Oszillation der Kiemen einen Strudel hervor zu ihrem Munde hin und schnappt dann die mitgerissenen Tierchen weg.

LUBBOCK (1864, p. 481—482) äußert sich folgendermaßen: „Die Verzweigung der Tracheen in den Kiemen ist spärlich. Sie ist nicht zu vergleichen mit den Lungen der höheren Tiere. Der wahre modus operandi dieses Organs ist bis jetzt noch nicht vollkommen verstanden. Möglicherweise ist eine Hauptfunktion der Tracheenkiemen die, einen konstanten Strom zu erzeugen, durch welchen sie frisches Wasser in Kontakt bringen mit der ganzen Oberfläche der Haut, durch welche ohne Zweifel die Hauptatmung stattfindet.“

Andere namhafte Physiologen, darunter vor allem DUTROCHET, dessen Theorie über die Atmung ich weiter unten bei der Besprechung des Tracheensystems geben werde, halten die Tracheenkiemen für die Hauptvermittler bei dem Gasaustausch, und dieser Ansicht möchte auch ich mich anschließen. Inwieweit die Tracheen-

kiemen beim Schwimmen mitwirken können, ist schon oben des näheren ausgeführt worden.

Den, der sich für die Entstehung und Deutung der Tracheenkiemen interessiert, verweise ich auf BÖRNER'S Arbeit „Die Tracheenkiemen der Ephemeriden“ (1909a), worin er den Nachweis führt, daß es nicht etwa tergale Neubildungen sind, sondern daß es sich hierbei um echte Extremitäten, und zwar um umgewandelte Coxen, deren Telopodit vollständig obliteriert ist, handelt, was aus der ganzen Skelettbildung, der Muskulatur und der Tracheenversorgung derselben mit Sicherheit zu folgern sei.

Für seine Ansicht könnten auch noch folgende Tatsachen angeführt werden. Nach EATON (1888, p. 15) liegt bei *Oligoneuria* und *Rhithrogena* das erste abdominale Paar der Tracheenkiemen lateroventral statt dorsal. Bei *Jolia* ferner befindet sich ein Paar Tracheenkiemen am Kopfe, die von den Basalgliedern der obern Maxille ausgehen. Desgleichen hat dieselbe Gattung je ein Tracheenbüschel an der Insertionsstelle eines jeden Vorderbeines (ibid., p. 16).

Schwanzborsten. Neben den Tracheenkiemen fallen besonders die 3 Schwanzborsten auf, von denen die mittlere mehr dorsal, die beiden andern dagegen mehr lateroventral liegen. Sie sind nach den Einen Anhänge des 10. Segments, während sie nach Andern, z. B. HEYMONS (1896, p. 29), dem 11. Segment angehören sollen, und zwar sind nach diesem Autor die beiden lateralen Schwanzfäden auf die Cerci zurückzuführen, während der dorsale aus dem 11. Tergit hervorgehen soll. Die beiden seitlichen Schwanzborsten sind schon beim Ausschlüpfen aus dem Ei vorhanden, während die mittlere erst später auftritt. Alle 3 nehmen mit jeder Häutung an Länge zu, indem sich die Basalglieder strecken und teilen. Sie werden aber höchstens  $\frac{1}{2}$  mal so lang wie der ganze Körper. Alle 3 Schwanzborsten sind geringelt, während aber die Ringel der mittlern senkrecht zur Sagittalachse stehen, sind die äußern schräg gegen dieselben geneigt und verlaufen von innen apicalwärts nach außen. Die Glieder an der Basis sind kurz und dick, nach dem Ende zu werden sie aber doppelt so lang und entsprechend immer dünner, bis das letzte schließlich in eine stumpfe Spitze ausläuft. Die einzelnen Grenzen der Ringel sind ringsum mit kurzen, borstenartigen Bildungen besetzt. Die mittlere Schwanzborste trägt außerdem 2 Reihen von kräftigen Borsten in der Medianebene, während die beiden äußern Schwanzborsten entsprechend nur an der Innenseite mit solchen versehen sind.

Beim Übergang vom Wasser- zum Luftleben ist eine große Veränderung mit den Schwanzborsten eingetreten. Alle Glieder — es sind deren über 60 — haben sich bedeutend in die Länge gestreckt. Die Borstenreihen sind völlig verschwunden. Statt dessen ist die ganze Schwanzborste allenthalben mit langen, dünnen, nach hinten gerichteten Stacheln versehen, und jedes einzelne Segment ist am Hinterrande gezähnt. Die ganze Schwanzborste ist auch viel zarter geworden und zerbricht gar leicht.

Bei der letzten Häutung endlich nehmen die Schwanzborsten etwas an Länge zu, indem sich abermals die einzelnen Glieder strecken, bei den männlichen Exemplaren etwas mehr als bei den weiblichen. Durch die Streckung der Glieder wird die ganze Schwanzborste entsprechend dünner, und die Haarbildungen haben scheinbar an Zahl abgenommen, da sie auf eine größere Fläche verteilt sind. Daß die mittlere Schwanzborste beim Übergange zum Luftleben bis auf einen kleinen, kegelförmigen, aus wenigen Ringeln bestehenden Stummel amputiert wird, habe ich ja schon des öftern ausgeführt.

Wohl keinem Organ der Ephemeriden-Larven ist eine so mannigfaltige Funktion zugeschrieben worden wie gerade den Schwanzborsten. CORNELIUS (1848, p. 20) meint: „Sie dienen höchstwahrscheinlich als Steuer bei der Bewegung der Larven im Wasser.“ LUBBOCK (1864, p. 67—68): „Die Caudalfilamente scheinen (bei den Larvulae) noch nicht von großem Nutzen beim Schwimmen zu sein, welches, denke ich, in diesem Alter hauptsächlich vermittelt des Abdomens geschieht. Letzteres ist sehr beweglich und wird beständig aufwärts geschleudert, soweit, bis die Schwanzborsten vorn vor den Kopf fliegen. Ich habe besonders beobachtet, daß diese Bewegungen stattfanden, wenn ein noch kleineres Tier die junge *Chloeon* berührte. Die Schwanzborsten dienen daher sehr wahrscheinlich als Verteidigungsorgane, aber vielleicht auch teilweise als Sinnesorgane.“

KOLBE (1893, p. 544): „Vielleicht stehen diese Blutgefäße (die in den Schwanzfäden verlaufen) in direkter Beziehung zur Atmung.“ Er hält also die Schwanzborsten für eine Art von Blutkiemen.

HENNEGUY (1904, p. 478) meint, „man könne sie als ein Mittelglied zwischen Blut- und Tracheenkiemen betrachten, da sowohl Blutgefäße als auch Tracheen in ihnen vorhanden seien“. Jedenfalls treten auch die Schwanzborsten, wie schon oben angeführt ist und was auch schon PICTET (1843, p. 35) vermutete, bei der Häutung



in Funktion, indem sie das Tier, wenigstens zum Teil, aus der Hülle hervorschieben. Man vergleiche zu diesem Zwecke die Zeichnung, die SWAMMERDAM (1737, tab. 13, fig. 13) von einer sich häutenden Subimago gibt.

Bei den in der Luft lebenden, geflügelten Insecten haben die Schwanzborsten naturgemäß andere Funktionen zu verrichten als bei den wasserbewohnenden Larven. „Sie dienen hier“, wie schon ROSTOCK (1879, p. 72) ausführt, „dem Thiere beim Fliegen als Balancierstangen, wenn sie sich plötzlich senkrecht und aufrecht in die Luft erheben und niederlassen wollen.“ Über eine andere Bedeutung berichtet LANDOIS (1878, p. 36), die ihm bei *Ephemera lactea* aufgefallen sei, als er dieselbe auf einer unmittelbar am Rhein gelegenen Veranda in Deutz beobachtete. „Einige Insekten mochten nun den Wein in dem vor mir stehenden Glase für die Oberfläche des Wassers halten. Sie ließen sich im tanzenden Fluge auf den Wein nieder und ließen bei jeder Berührung ein Ei in die Flüssigkeit fallen. Im Fluge liegen die drei Schwanzfäden dicht nebeneinander. Sobald die Thiere aber den Spiegel des Weines berührten, spreizten sie die Schwänze weit auseinander. Da die Schwänze nicht vom Wein benetzt wurden und trocken blieben, so verhinderten sie augenscheinlich das Versinken des Insekts in die Flüssigkeit. Es sind ihnen deshalb die langen Schwänze für das Fortpflanzungsgeschäft von größtem Nutzen.“ Jedenfalls dienen die Schwanzborsten, wenn sie gespreizt werden, als Schwebeapparate bei dem Hochzeitsfluge der Männchen, deren Schwanzborsten ja länger sind als die der Weibchen. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß sie bei der Paarung zur Erhaltung des Gleichgewichtes mitzuwirken haben.

Forceps. Endlich sei noch ein Anhang des Abdomens der männlichen Tiere besprochen, der erst auf dem ältern Larvenstadium sichtbar wird und erst bei den Imagines in Funktion tritt. Es ist die an dem verlängerten Sternum des 9. Segments angeheftete Haltezange oder der Forceps. Dieselbe besteht aus 4 Gliedern und ist schon von EATON (1871 u. 1888, Vol. 1, p. 50) gezeichnet worden. Das Basalglied ist kurz und breit, und darauf folgt ein halb so breites, sichelförmig nach innen gebogenes Glied, welches an der Außenseite des Basalgliedes inseriert ist. Die beiden letzten Glieder endlich sind kurz und schmal. Alle 4 Glieder sind am Innenrande mit eigentümlichen kleinen Gebilden versehen, die besonders zahlreich am zweiten Gliede auftreten und das Aussehen einer elektrischen Glühbirne haben. Sie sind ziemlich durchsichtig und zeigen hellere



und dunklere Stellen. Ob dieselben aber von der Beleuchtung oder vom Objekt herrühren, vermag ich nicht zu entscheiden. Vielleicht handelt es sich hier um Saugapparate, mit denen sich das Männchen während der Begattung am Weibchen festhält, oder aber, was noch wahrscheinlicher ist, um Sinnesorgane, die es dem Männchen bei der Begattung ermöglichen, die Haltezange an der erforderlichen Stelle festzuhaken. Genaueres über den Bau dieser eigentümlichen Gebilde festzustellen, war mir bei der mir zur Verfügung stehenden Vergrößerung unmöglich.

## B. Innere Anatomie.

### Circulationssystem.

Wie bei allen Insecten, so haben wir es auch hier nicht mit einem geschlossenen, sondern mit einem offenen Blutgefäßsystem zu tun. Das Herz oder Rückengefäß zieht sich oberhalb des Darmes, unmittelbar unter der dorsalen Körperwand in der Medianlinie des Körpers hin und zwar vom Ende des Metathorax bis in das 10. Abdominalsegment hinein. Es wird in seiner Lage gehalten durch die sogenannten Herzflügel. Das sind dreieckige Muskeln, die mit ihrer breiten Seite an das Herz stoßen und mit der gegenüberliegenden Spitze an dem Tergiten eines jeden Segments befestigt sind. Das Herz ist ein zarter, dünner Schlauch, dessen Wände ungefähr 0,002 mm dick sind, und der durch eine Reihe von Klappen in einzelne Kammern geteilt wird. Die Herzklappen sind paarig und symmetrisch zu der Medianlinie angeordnet. In jeder derselben befindet sich eine Öffnung, durch die das Innere des Dorsalgefäßes mit dem allgemeinen Hohlraume des Körpers kommuniziert. Je nachdem man mit ZIMMERMANN die im 10. Segment gelegene Kammer hinzurechnet oder aber besser, wie CREUTZBURG, als nicht dazu gehörig betrachtet, hat *Siphyl. lac.* 10 oder 9 Herzkammern, und zwar liegt in jedem Abdominalsegment eine Kammer.

Die größte Breite der Herzkammer beträgt ungefähr 0,075 mm, die Länge 0,6 mm. Alle 10 liegen immer im ersten Drittel des betreffenden Segments. Zwischen den einzelnen Herzkammern befindet sich ein je nach dem Segment verschieden langer röhrenförmiger Teil (cf. Fig. 15). Die 9 vordern Herzklappen sind alle nach vorn gerichtet, die letzte aber gerade entgegengesetzt nach hinten. Die 10. Herzkammer (cf. Fig. 18), deren Wandung ebenso wie die nach

rückwärts gerichtete Herzklappe doppelt so dick ist wie die der andern, also 0,004 mm, liegt bedeutend tiefer als die übrigen und gabelt sich nach hinten in 3 Aorten, von denen die mittlere oder Aorta posterior medialis geradeaus in die mittlere Schwanzborste, die beiden seitlichen Aortae posteriores laterales, die bedeutend dünner sind als jene, erst seitwärts verlaufen und dann in die seitlichen Schwanzfäden umbiegen.

Die Aorta post. med. verläuft an der dorsalen Seite der mittlern Schwanzborste, die Aortae post. lat. dagegen am Innenrande der betreffenden seitlichen Schwanzborste.

Nach vorn schließt sich an die erste Herzkammer die sehr voluminöse Aorta anterior an. Diese verläuft ebenfalls im Meta- und Mesothorax immer parallel der dorsalen Körperwand, beginnt aber im Prothorax abwärts zu steigen und befindet sich beim Eintritt in den Kopf dicht über dem Darm. Sie begleitet diesen dann noch eine Strecke nach vorn zwischen den Schlundring hindurch und öffnet sich in einen weiten Kopfsinus.

Die vordere Aorta trägt bei *Siphl. lac.* im Meso- und Metathorax noch 2 eigentümliche, kurzgestielte Aussackungen (cf. Fig. 16), die sich in die dorsalen nach hinten gerichteten Verlängerungen des Meso- und Metathorax erstrecken. Die vordere ist 0,470 mm lang, 0,319 mm breit und 0,104 mm hoch, also im Verhältnis zu dem ganzen Gefäßapparat ziemlich groß. Die hintere Aussackung ist bedeutend kleiner, etwa 0,221 mm lang und 0,064 mm hoch. Die Wandung der Aussackungen ist von einer 0,005 mm betragenden Muskelschicht umgeben, die ihrerseits wieder von einer besondern Hülle eingeschlossen ist. Zwischen den Aussackungen und der Körperwand befindet sich ein Hohlraum, der ebenfalls mit Blut angefüllt ist. Die Aussackungen verzüngen sich nach hinten in eine stumpfe Spitze und öffnen sich vielleicht in diesen Hohlraum. Sie sind mit dem Herzen nur durch eine ganz kurze und ziemlich enge Stelle verbunden.

In diesen Aussackungen der vordern Aorta befinden sich verhältnismäßig große Blutkörperchen von im allgemeinen rundlicher bis ovaler Gestalt (cf. Fig. 17); darin liegen die sich ganz dunkel färbenden Kerne, in denen man wiederum die Nucleoli wahrnehmen kann. Die Kerne haben ebenfalls meistens rundliche, seltener ovale oder ellipsoidische Gestalt. Der Durchmesser der größten dieser Blutkörperchen beträgt 0,0078 mm. Die Blutkörperchen in der

Aorta sind gewöhnlich kleiner, doch sind ihre Kerne ungefähr von derselben Größe.

Ich will hier ausdrücklich bemerken, daß sich diese Aussackungen sowohl bei den Larven als auch bei den geflügelten Tieren vorfinden. Bei letzteren ist das Lumen des ganzen Gefäßes überall fast noch einmal so weit als bei den Larven. Desgleichen sind bei ihnen die Pericardialzellen, die alle Herzkammern, mit Ausnahme der letzten, von unten und den Seiten her umgeben, entsprechend größer.

Eine solche Aussackung hat schon ZIMMERMANN (1880, p. 406) bei *Cloe diptera* gefunden. Er schreibt darüber: „Die Larve von *Cl. d.* hat noch eine besondere Eigentümlichkeit. Der Mittelbrustteil des Rückengefäßes trägt an seiner Oberseite eine kurzgestielte Blase, welche sich nach rückwärts legt und sich unregelmäßig und schwach an den Kontraktionen des Rückengefäßes beteiligt. Ueber die Bedeutung dieser Blase, deren Ansdehnung und Zusammenziehung wahrscheinlich nur eine Folge des wechselnden Blutdruckes ist, wird eine eingehendere Untersuchung Klarheit bringen können.“

Nach meiner Ansicht handelt es sich bei diesen Aussackungen um pulsierende Ampullen oder auch um Flügelherzen, die ähnlich den Kiemenherzen der Cephalopoden die großen Widerstände, welche die Circulation in den Flügelscheiden resp. in den Flügeln findet, überwinden helfen; da sie von einer besondern Muskelschicht umgeben sind, so vermögen sie sehr gut selbständige Kontraktionen auszuführen. Was aber am meisten für diese Ansicht spricht, ist der Umstand, daß bei *Cloe*, die nur das vordere Flügelpaar besitzt, sich nur eine Aussackung und zwar entsprechend im Mesothorax, bei *Siph. lac.* dagegen, die 2 Flügelpaare besitzt, auch 2 Aussackungen vorfinden, und daß diese Aussackungen bei letzterer hinsichtlich ihrer Größe sich genau zueinander verhalten wie die Vorderflügel zu den Hinterflügeln.

Wie kommt nun der Blutkreislauf zustande? Die Kontraktion des Dorsalgefäßes beginnt an der vorletzten Herzkammer und setzt sich dann durch die übrigen Kammern nach vorn hin weiter fort. Bei der Kontraktion einer Kammer schließt sich jedesmal die nach rückwärts gelegene Herzklappe, während die vordere sich öffnet. Dadurch wird das Blut in die nächste, mehr nach vorn gelegene Herzkammer getrieben, aus dieser wieder auf dieselbe Weise in die nächste und so fort. Sobald die Herzkammer sich wieder erweitert, tritt aus dem allgemeinen Körperhohlraum das Blut durch die in den Klappen befindlichen Öffnungen in das Lumen des Herzens ein.



Aus der vordern Aorta kommt das Blut schließlich in den allgemeinen Kopfsinus und von diesem in die Körperhöhle. Dort fließt es nach rückwärts in alle Teile des Körpers „dank der Bewegung der Muskeln und dem beständigen Zulauf einer neuen Menge von Nährmaterial.“ (VAYSSIÈRE 1882, p. 100). Die letzte Herzkammer nimmt an diesen Kontraktionen des Herzens nicht direkt teil, pulsiert vielmehr ganz unabhängig davon. Aus diesem Grunde hauptsächlich wollte CREUTZBURG (1885, p. 246) sie auch nicht als eine Fortsetzung des Rückengefäßes angesehen wissen. Ich meine ebenfalls, daß man diesen Teil eigentlich nicht als Herzkammer auffassen darf, sondern als pulsierende Ampulle oder als eine Art Lymphherz aufzufassen hat.

Die Wandung dieses birnenförmigen Teiles ist genau so gebaut wie die der Thoraxaussackungen; dann fehlen auch völlig die Pericardialzellen und der Klappenverschluß nach den Schwanzborsten zu, denn nach meiner Ansicht muß eine Herzkammer sich immer völlig von der übrigen Körperhöhle abschließen können; dadurch unterscheidet sich ja eine Herzkammer von einer Aorta.

Bei der Kontraktion der 9. Herzkammer nun wird nicht nur die vordere nach vorn gerichtete Klappe, sondern auch die hintere, nach hinten gerichtete Klappe geöffnet, und durch diese tritt ein Teil des Blutes in den Ampullenteil ein. Sobald sich aber die 9. Herzkammer wieder erweitert, schließt sich diese Klappe und verhindert das Zurückströmen des Blutes in das Dorsalgefäß. Durch eigenmächtige Kontraktionen der Ampulle wird dann das Blut weiter in die hintern Aorten getrieben und tritt aus diesen durch besondere kontraktile Öffnungen in die allgemeine Höhlung der Schwanzborsten und fließt aus dieser wieder in die Körperhöhle zurück.

Weitere pulsierende Apparate, etwa an den Fühlern oder Beinen, habe ich nicht finden können.

Infolge der großen Durchsichtigkeit der Eintagsfliegenlarven, besonders frisch gehäuteter Individuen, kann man die Kontraktionen des Rückengefäßes und der Ampullen sowie den Verlauf des Blutes in den einzelnen Organen so gut verfolgen wie bei kaum einem andern Tiere. An einer Ephemeralarve hat ja bekanntlich CARUS 1826 auch zuerst den Blutkreislauf der Insecten entdeckt und festgestellt.

Die Zahl der Kontraktionen des Herzens pro Minute ist bei Larven und geflügelten Insecten sehr verschieden. Bei erstern beträgt sie durchschnittlich 60—70, bei letztern dagegen nur 30—50,



mitunter auch mehr. Die Zahl der Herzschläge nimmt zu, wenn man das Tier in eine Zwangslage bringt, etwa den Larven das Wasser entzieht oder die Imagines an Beinen und Flügeln festklebt. Bei einer frisch ausgeschlüpften männlichen Imago fand ich da selbst 80—85 Herzschläge. Bei einer *Habrophlebia*-Larve, der ich das Wasser entzogen hatte, zeigten sich 85—90 Kontraktionen; eine Imago von *Cloeon* hat etwa 75 Herzschläge pro Minute usw. Die im 10. Segment liegende Ampulle pulsiert etwa 10—15mal in der Minute, also bedeutend weniger als das Dorsalgefäß. Ihre Kontraktionen setzen sich noch eine Strecke weit in die hintern Aorten fort und sind bis etwa zum 4. oder 5. Basalring der Schwanzborsten zu verfolgen. Von Zeit zu Zeit sieht man auch unter dem Dorsalgefäß von vorn nach rückwärts starke Wellen verlaufen, die uns den Rückstrom des Blutes vom Kopfe aus erkennen lassen.

### Respirationssystem.

Das Respirationssystem ist verhältnismäßig einfach gebaut. Es besteht hauptsächlich aus zwei zu beiden Seiten des Darmes durch Abdomen, Meta- und Mesothorax sich hinziehenden Längsstämme, von denen dann die übrigen ausgehen. Auf der Grenze zwischen Pro- und Mesothorax teilt sich jeder Hauptstamm in einen dorsalen und einen ventralen Ast, die beide, nachdem sie den Prothorax und das erste Beinpaar durch Nebenäste versorgt haben, nach vorn in den Kopf hinein sich erstrecken. Jeder dorsale wie ventrale Ast entsendet gleich nach seinem Eintritt in den Kopf einen Ast nach oben, die alle vier in einem eigentümlichen Gebilde, dem sog. PALMÉN'schen Organ, münden. Der dorsale Ast teilt sich kurz darauf in drei andere, von denen der erste nach oben zu den Augen nebst Ganglia optica, der zweite geradeaus zu den dorsalen Kopfmuskeln und zum Gehirn, der dritte schräg nach unten in die Oberlippe verläuft. Der ventrale Ast sendet auch einen kleinen Nebenast zu den Facettenaugen, teilt sich dann häufiger und schickt seine Ausläufer in die Mundwerkzeuge.

Das PALMÉN'sche Organ besteht aus einer Anzahl von konzentrisch geschichteten Chitinlamellen, die mit jeder einzelnen Häutung um eine weitere Lamelle zunehmen. Diese Lamellen aber verlaufen nicht kontinuierlich, sondern sie erscheinen auf einem Frontalschnitt an vier Stellen unterbrochen, so daß die an den 4 Ecken einmündenden Tracheenstämme in fast offener ungehinderter Kommunikation stehen. Diese „vier trichterförmigen, ins Kreuz

gestellten Aushöhlungen“ (GROSS, 1904, p. 103) liegen aber keineswegs, wie dieser Verfasser meint, in den vier Hauptrichtungen der Horizontalebene, sondern vielmehr um 45 Grad zu diesen Richtungen geneigt, denn sie verlaufen jedesmal von dem an der Ecke einmündenden Tracheenstamme bis zur Mitte des Organs und sind dort höchstens durch ein oder zwei Lamellen voneinander getrennt. Die Luft muß daher, um durch das Organ von einer Trachee in die andere zu kommen, ihren Weg durch die von den Lamellen gelassenen Zwischenräume nehmen, und dieser Weg liegt immer in einer der vier Hauptrichtungen der Horizontalebene.

Die einzelnen Lamellen tragen an ihrer Innenseite zarte dünne Härchen, die immer ungefähr bis zur folgenden Lamelle reichen und nach innen zu immer unansehnlicher werden.

Die Lamellen entstehen ohne Zweifel durch unvollkommene Häutung der Tracheen. Das erkennt man einmal daran, daß mit jeder Häutung eine weitere Lamelle hinzukommt, dann aber auch daran, daß die äußerste Lamelle kontinuierlich in die Chitinintima der einmündenden Tracheenstämme übergeht. Während nämlich bei einer Färbung mit Hämatoxylin und Eosin die innern Lamellen völlig gelb erscheinen, zeigt die äußerste Lamelle ganz genau dieselbe Rosafärbung wie die Intima der anstoßenden Tracheen. Die Lamellen sind daher ohne Zweifel modifizierte Intimae.

Das PALMÉN'sche Organ hat GROSS (1904) auch bei einer Reihe anderer Eintagsfliegen gefunden. Er gibt auch gleich eine Deutung für die Funktion dieses Organs: „Bei dem Niedersinken (der Männchen beim Hochzeitstanz) nun glaube ich, könnte ein Organ, welches das Tier über seine Gleichgewichtslage orientiert, wohl von Nutzen sein“ (1904, p. 103), und weiter „durch die Lamellen wird die Luftcirculation erschwert zwischen den vier zusammentretenden Tracheenästen. Kommt nun das Insect beim Fallenlassen und Abwärtssteigen irgendwie aus der Gleichgewichtslage, so könnten sich in den verschiedenen Teilen des PALMÉN'schen Organs Luftdruckunterschiede bemerkbar machen, die auf den darunter verlaufenden Nerv einen Reiz ausüben könnten, welcher durch diesen dem Gehirn zugeleitet würde, um durch Vermittlung desselben eine leichte Bewegung der Flügel oder Schwanzfäden auszulösen, die dem Tiere seine Gleichgewichtslage wiedergibt und es so am Umpurzeln verhindert“ (ibid., p. 104).

Ein wichtiges Bedenken läßt sich gegen diese Deutung anführen. GROSS selbst gesteht nämlich, daß es ihm nicht gelungen sei, irgend-

welchen Zusammenhang zwischen dem Organ und dem darunter verlaufenden Nerven festzustellen. Bei der Larve von *Siphylurus* nun verläuft dieser Nerv in ziemlicher Entfernung an dem Organ vorbei und endet schließlich auf der Aorta, während er bei dem geflügelten Tiere allerdings in ziemlicher Nähe unter dem Organ sich hinzieht.

Im Mesothorax zweigt vom Hauptstamme nach unten hin je ein Ast ab zu den ventralen Muskeln, dem Mesothoraxganglion und den Beinen, ferner nach oben hin ein Ast zu den dorsalen Muskeln und ebenso ein zweiter, der die ersten Flügelscheiden resp. Flügel versorgt. Im Metathorax finden wir dieselben Verhältnisse wieder. Außerdem aber geht vom Ende des Metathorax jederseits ein dünner Ast den Darm entlang bis in den Prothorax und Kopf hinein, um den Darmkanal zu versorgen. In den 7 ersten Hinterleibssegmenten geht von jedem Hauptstamme ein voluminöser Nebenast in die Tracheenkiemen des betreffenden Segments hinein und verzweigt sich dort. Dabei werden die Doppelkiemen der beiden ersten Segmente jederseits nur von einem einzigen Nebenast versorgt. In jedem Segment zweigt sich dann ein Stamm nach unten hin ab für die ventralen Muskeln und das Nervensystem, kurz dahinter ein weiterer nach oben zu den tergalen Muskeln und zum Herzen, eine ziemliche Strecke weiter endlich ein dritter direkt seitwärts zum Darm. In dem letzten Segment teilen sich die Hauptstämme wieder in mehrere kleinere. Dabei empfängt die mittlere Schwanzborste von jeder Seite einige dünne Äste, während die seitlichen immer von den entsprechend liegenden Hauptstämmen einige Äste zugeschickt erhalten.

Das Tracheensystem der jüngern Larve ist vollkommen geschlossen, also apneustisch, bei den ältern Larven und den Nymphen aber sind die beiden thoracalen Stigmenpaare schon geöffnet, während die des Hinterleibes noch völlig geschlossen sind. Wir hätten dann also das propneustische System. Bei den geflügelten Insecten endlich sind alle Stigmen offen. Diese haben daher ein holopneustisches Respirationssystem. Ich habe bei *Siphyl. lac.* nur 8 abdominale Stigmen auffinden können, obwohl nach TUMPEL (1901, p. 81) die Eintagsfliegen deren 11 im Abdomen besitzen sollen.

Wenn die abdominalen Stigmen aber auch bei den Larven noch nicht vorhanden sind, so führen doch von den Hauptstämmen bis zu jener Stelle, wo später die Stigmen entstehen sollen, solide Stränge, die bei ältern Larven schon von einem kleinen Kanälchen durchbohrt sind. Wie LANG (1894, p. 496) annimmt, öffnen sich diese



Stigmenanlagen jedesmal vorübergehend nach außen, wenn die Larventracheen gehäutet werden.

Da die Larven keine offene Stigmen haben und sie im Wasser leben, so muß die Aufnahme des Sauerstoffs sich jedenfalls auf ganz besondere Weise vollziehen. Alle von mir benutzten zoologischen Handbücher und auch die Spezialwerke gehen stillschweigend darüber hinweg. Nur VAYSSIÈRE, dessen Untersuchungen über die Eintagsfliegen ja auch von größter Bedeutung sind, gibt eine Hypothese, die er der 1837 erschienenen Arbeit „Mémoires pour servir a l'histoire anatomique et physiologique des Végétaux et des Animaux“ des großen Physiologen DUTROCHET entlehnt hat. Ich kann es mir nicht versagen, dieselbe hier nach dem Zitat jenes Autors (1882, p. 9) in der Übersetzung wiederzugeben.

„Wenn man in eine Blase, die man, um Fäulnis zu vermeiden, mit Sauerwasser behandelt hat, Stickstoff bringt und dieselbe dann in fließendes Wasser taucht, so sieht man nach einigen Tagen, dass ein Teil des Stickstoffs sich ins Wasser aufgelöst hat und in dem Recipienten durch Sauerstoff ersetzt ist. Die Verhältnisse der so gebildeten Mischung ergeben genau dieselbe Zusammensetzung wie die atmosphäre Luft. Man gelangt zum selbigen Resultate, wenn man nur Sauerstoff in die Blase einschliesst. Bringt man aber an Stelle dieser beiden Gase Kohlensäure in den Ballon, so findet man, dass diese sich völlig im Wasser auflöst und ersetzt wird durch ein gewisses Volumen Luft, welches durchaus nicht dem der Kohlensäure gleich ist.“

„Diese Resultate wandte DUTROCHET auf das Phänomen der Atmung der im Wasser lebenden Insecten an. Einestheils verliert unter der Annahme, dass die Tracheen atmosphärische Luft enthalten, diese Luft unter der Tätigkeit der Atmung zum Teil oder vollständig seinen Sauerstoff. Der Stickstoff, der zurückbleibt und immer (durch die Tracheenkiemen) mehr oder weniger in Berührung mit dem umgebenden Wasser ist, löst sich zum Teil auf und empfängt dafür eine gewisse Menge Sauerstoff. Auf diese Art wird der Luft in den Tracheen der genommene Sauerstoff wieder ersetzt. Zum andern Teile aber würde der sich immer auflösende Stickstoff bald durch vollständiges Verschwinden ein Ende nehmen, wenn die durch die Atmung in Ueberfluss erzeugte Kohlensäure, indem sie sich ins Wasser auflöst, nicht eine gewisse Menge atmosphärischer Luft eintreten liesse, d. h. also 4mal so viel Stickstoff wie Sauerstoff. Der Stickstoff verbindet sich mit dem, welcher in den Tracheen vor-



handen ist, und kann so fortgesetzt die Verluste von dem, was sich auflöst, wieder wett machen, während der Sauerstoff zur Bildung einer neuen Menge Kohlensäure beiträgt, indem er in die Körper der Insecten eindringt.“

### Verdauungssystem.

Der Darmkanal der Larve stellt, als Ganzes präpariert (cf. Fig. 19), eine langgestreckte Röhre dar von im allgemeinen zylindrischer Gestalt. Der Darm beginnt vorn mit der im sogenannten Mundfelde gelegenen Mundöffnung. Auf den nur kurzen Pharynx folgt ein ebenfalls nur kurzer Ösophagus, der anfangs wie bei *Bactis* eine kurze Strecke aufwärts steigt, dann aber nach hinten umbiegt und fast parallel der Medianlinie verläuft. Sobald der Ösophagus den engen Schlundring passiert hat, erweitert sich sein Lumen kropfförmig, nimmt aber wieder kurz vor seiner im Prothorax gelegenen, trichterförmigen Einmündung in den Mitteldarm ab.

Vorderdarm. Der ganze Vorderdarm ist etwa 1,25 mm lang. Er wird in seiner Lage gehalten durch eine Reihe von muskulösen Aufhängebändern, die sowohl vor als auch nach dem Schlundring zum Clypeus und teilweise auch zur Tentoriumplatte verlaufen. Fig. 22 stellt einen Querschnitt durch den vordern Ösophagus dar, bei dem wir die Aufeinanderfolge der einzelnen Darmschichten verfolgen können. Zu äußerst ist der Darm umgeben von einem ziemlich dünnen Peritoneum, an dieses schließt sich nach innen zu Bindegewebe an, das hier und da von Längsmuskelfasern durchzogen ist. Auf dieses folgt dann eine kräftig entwickelte Ringmuskulatur, die sich auch zum Teil in die noch näher zu beschreibenden Epithelwülste hinein erstreckt; an diese wiederum schließt sich, durch etwas Bindegewebe mit ihr verbunden, die Epithelschicht an, die im allgemeinen aus hohen Palissadenzellen besteht, und als letzte und innerste Schicht folgt endlich die dünne chitinige Darmcuticula, die auf Querschnitten immer an vielen Stellen losgelöst erscheint.

Sowohl die Ringmuskel- als auch die Epithelschicht des Ösophagus nimmt nach dem Foramen occipitale zu an Mächtigkeit resp. Höhe ab.

Der ganze Ösophagus ist von Längswülsten durchzogen. Im vordern Teile finden wir drei derselben, zwei unten und einen oben. Letzterer erstreckt sich sehr weit nach vorn in die Mundhöhle hinein und trägt in deren Nähe oft eine Rinne. Die beiden untern flachen sich mehr nach hinten zu immer mehr ab und sind ungefähr

unter dem PALMÉN'schen Organ fast ganz verschwunden. Der obere Teil dagegen teilt sich ungefähr an derselben Stelle in zwei Längswülste, die mit ihrer Basis immer mehr auseinander rücken, während ihre Spitzen sich einander nähern. Infolgedessen wird der Darm in einen obern kleinern und einen untern größern Teil zerlegt.

Die Epithelzellen sind sehr verschieden hoch. Sie erreichen ihre größte Höhe immer an der Spitze der Längswülste. Außer den erwähnten Längswülsten gibt es noch mehrere kleinere, auf die ich aber nicht näher eingehen will.

Bei der Subimago sind verschiedene Veränderungen hinsichtlich des Vorderdarmes vor sich gegangen. Die Schichten der Darmwandung sind auch hier wiederzufinden, nur sind Ring- und Längsmuskelschicht kräftiger entwickelt, während das Epithel an Höhe etwas eingebüßt hat. Auch hat sich das Lumen bedeutend verengert. Es beträgt an seiner engsten Stelle nur 0,0078 mm und an seiner weitesten Stelle 0,1118 mm. Da die ganze Darmwand sich zusammengezogen hat, so ist auch leicht einzusehen, daß die Zahl der Längswülste sich um einige vermehrt hat. Die bei der Larve beschriebenen Längswülste sind hier noch alle vorhanden, aber längst nicht mehr so hoch. Infolgedessen wird hier auch der obere Teil des Ösophagus nicht mehr von dem untern geschieden.

Bei der Imago endlich ist das Lumen noch mehr verengert. Das Epithel ist noch mehr rückgebildet, während die Muskelschicht anscheinend noch etwas zugenommen hat. Das Lumen ferner ist noch mehr verengert worden. Die chitinine Intima aber ist hier ebenso wie bei der Subimago wohl entwickelt.

Mitteldarm. Der Mitteldarm der Larve erstreckt sich in Form einer zylindrischen Röhre vom Prothorax bis in das 7. Hinterleibssegment hinein. Er ist etwa 11,4 mm lang. Er ist, wie VAYSSIÈRE ganz richtig bemerkt (1882, p. 115), in seinem vordern Teile mehr drüsenartig, in seinem hintern Teile dagegen sehr muskulös. Fig. 24 zeigt uns einen Querschnitt durch den zweiten Teil des Mitteldarmes, und Fig. 25 gibt uns ein kleines Stück desselben Schnittes bei 650facher Vergrößerung wieder. Von außen nach innen folgen: ein dünnes Peritoneum, eine Bindegewebsschicht mit Längsmuskelfasern, eine kräftige Ringmuskelschicht, hohes Cylinderepithel und endlich nach innen zu eine eigenartige Membran. In die Epithelzellen sind, besonders zahlreich im vordern Teile des Magens, eingelagert gelbe Körnchen von unregelmäßiger Gestalt, die nach FRITZE (1889, p. 67) Sekretkörner darstellen.

Die Kerne der Epithelzellen sind meistens rundlich, seltner oval oder ellipsoidisch und haben in ihrem Innern immer mehrere Kernkörperchen. Vor der Einmündung der MALPIGHI'schen Gefäße wird das Epithel des Mitteldarmes zweischichtig, und die Längsmuskulatur nimmt an Stärke etwas zu (cf. Fig. 20). Direkt vor der Einmündungsstelle wird die Ringmuskulatur auf einmal so dick, daß hier ein förmlicher Ringwulst entsteht und der Durchgang vom Mittel- zum Enddarm auf eine ziemlich enge Öffnung beschränkt wird.

Beim Übergange zum Luftleben tritt beim Mitteldarm ebenfalls eine Metamorphose ein, die darin besteht, daß das Lumen desselben durch Wasserdruck über alle Maßen vergrößert wird. Die Darmwand, die jetzt einen viel größern Raum zu umspannen hat, hat sich infolgedessen ausgedehnt und ist sehr dünn geworden. Die Muscularis ist bis auf kleine Reste ganz verschwunden. Zu äußerst haben wir ein dünnes Peritoneum, und auf dieses folgt gleich die Epithelschicht. Das früher hohe Epithel ist jetzt in ein ganz flaches Epithel übergegangen. Gegen Ende des Mitteldarmes aber, wo wir früher ein doppelschichtiges Epithel hatten, befindet sich jetzt zum größten Teile einschichtiges Epithel, das zudem kubische Form angenommen hat. Jener Ringwulst ist dagegen nicht mehr so mächtig wie bei der Larve, da an dieser Stelle auch die Ringmuskulatur viel schwächer geworden ist.

Bei der Imago geht die Reduktion der Darmwand noch etwas weiter, da das Lumen des Darmes noch mehr vergrößert wird. Die Darmwand nimmt hier ein ganz membranartiges Aussehen an, die, besonders im Abdomen, allen Organen des Tieres so dicht anliegt, daß man sie oft überhaupt nicht mehr erkennen kann (cf. Fig. 31 bis 43). Jener Ringwulst am Ende des Mitteldarmes hat ebenfalls, wenn auch nur wenig, noch an Stärke eingebüßt.

Enddarm. Der Enddarm, 2,7—3 mm lang, zerfällt in 3 gesonderte Abschnitte, das Ileum oder den Dünndarm, das Colon oder den Dickdarm, das Rectum oder den Mastdarm. Er erstreckt sich von der Einmündungsstelle der MALPIGHI'schen Gefäße im 7. Abdominalsegment bis zu der an der Unterseite des 9. Segments gelegenen Analöffnung. Von allen 3 Abschnitten interessiert am meisten der Dünndarm, da er eine ganz eigentümliche Umwandlung beim Übergange zum Luftleben erfährt.

Ileum oder Dünndarm. Der Dünndarm der Larve, 0,8 mm lang, ist sowohl vom Mitteldarm als auch vom folgenden Dickdarm



durch eine Einschnürung deutlich abgegrenzt. Die einzelnen Schichten (cf. Fig. 20) von außen nach innen sind: ein dünnes Peritoneum, eine dünne Lage Längsmuskulatur, eine noch dünnere Ringmuskulatur, ein zwei-, mitunter auch dreischichtiges Epithel und endlich zu innerst eine dünne chitinige Intima. Zu Beginn des Ileums hat das Epithel zu wuchern begonnen, und da außerdem die Ringmuskulatur hier etwas stärker entwickelt ist, so entsteht an dieser Stelle ein ziemlich dicker Ringwulst. An derselben Stelle sind die Kerne der Epithelzellen länglich rund, oval oder ellipsoidisch, während sie von da an rundlich sind.

Am Ende des Dünndarmes, dort, wo sich die Einschnürung befindet, besteht das Epithel aus ganz kleinen Zellen mit entsprechend kleinen Kernen. An derselben Stelle aber ist die Ringmuskelschicht bedeutend verdickt und bildet dadurch einen kleinen, in das Innere vorspringenden Ringwulst, der das Ileum gegen den folgenden Mastdarm abschließt.

Bei der Subimago haben sich die Verhältnisse sehr geändert (cf. Fig. 21); während im Mitteldarm ungefähr alle Schichten reduziert wurden, bleiben hier die äußern Schichten bis auf das Epithel unverändert erhalten. Die Zellen des zweischichtigen Epithels aber haben sich so sehr gestreckt, daß sie an vielen Stellen sogar den Zusammenhang mit den äußern Darmschichten verloren und dieselbe Höhe wie der erste Ringwulst haben. Infolgedessen ist das Lumen des Dünndarms bis auf eine verhältnismäßig schmale Röhre verengt worden. Zugleich ist auch der eigentliche Epithelcharakter völlig verschwunden. Von den früher so scharfen Zellwänden ist keine Spur mehr zu sehen. Dabei sind fast alle Kerne an die dem Lumen zugewandte Seite gerückt und haben sich dort nebeneinander gelagert.

Während der erste Ringwulst unverändert geblieben ist, hat der letzte Ringwulst eine bedeutende Stärkung erfahren, indem nämlich sowohl die Ringmuskelschicht an dieser Stelle mehr als doppelt so dick geworden ist, als auch das kleinkernige Epithel sich um einige Schichten bereichert hat.

Bei der Imago endlich wuchert das Epithel stellenweise noch etwas, und auch der Ringwulst tritt noch deutlicher hervor. Zugleich aber ist der ganze Dünndarm, infolge der kolossalen Ausdehnung des Mitteldarmes, nach hinten hin und zwar derartig verschoben, daß es mir nicht gelungen ist, auf einem einzigen Längsschnitte noch den Dünndarm in seiner ganzen Länge zu treffen.



Der letzte Teil desselben liegt meistens sogar neben dem Anfange des Dickdarmes, so daß man auf einem Querschnitte Dünn- und Dickdarm nebeneinander sehen kann.

Colon und Rectum. Der Dickdarm (1,5 mm lang) und Mastdarm (0,5 mm lang), die ich zusammen besprechen möchte, bilden bei der Larve eine gerade zum Anus hin sich verlängernde Röhre. Auffälligerweise ist im ersten Teile des Dickdarmes die Muscularis ziemlich dünn. Die Ringmuskulatur wird aber im zweiten Teile und im Mastdarme beträchtlich dicker. Entsprechend ist das Epithel im ersten Teile des Dickdarmes ziemlich hoch und großkernig und nur an der ventralen Seite, wo sich zugleich ein ziemlich hoher Längswulst befindet, niedrig und kleinkernig. Dann aber wird ersteres durch letzteres immer mehr ersetzt, bis es schließlich ganz verschwunden ist.

Der Mastdarm ist durch Muskelstränge (cf. Fig. 19) allseitig an der Körperwand befestigt. Dieselben gehen durch die äußern Darmschichten hindurch bis an das Epithel. Vielleicht spielen sie bei der Darmatmung in den jugendlichen Stadien eine Rolle, indem sie das Lumen des Enddarmes erweitern und dadurch dem Wasser das Eindringen in denselben ermöglichen.

Beim Übergange zum Luftleben werden Colon und Rectum auch in die Metamorphose einbezogen. Am Anfange des erstern werden die Epithelzellen in ähnlicher Weise umgestaltet wie im Dünndarm, nur wird die ganze Schicht nicht so hoch. In dem übrigen Teile und im Rectum wird vor allem die Muscularis reduziert (cf. Fig. 23). Der aufgeblähte Mitteldarm hat den ganzen Enddarm apicalwärts zusammengedrückt, so daß dieser sich in zahlreichen Windungen und Knickungen dem engen Raume anpassen muß. Auf einem einzigen Transversalschnitt können mitunter bis zu 4 Darmquerschnitte nebeneinander liegen.

Wenn wir diese bei *Siphyl. lac.* vorhandenen Verhältnisse mit den von FRITZE (1889) bei *Baetis*, *Cloeon*, *Ephemera* und einigen andern Eintagsfliegen festgestellten Vergleichen, so läßt sich nicht verkennen, daß einerseits in vielen Punkten, wie es ja auch zu erwarten war, eine große Übereinstimmung herrscht, daß sich aber andererseits auch manche interessanten Abweichungen vorfinden, die eine Behandlung des gesamten Darmtractus wohl rechtfertigen.

Diese Metamorphose des Darmes findet sich bei beiden Geschlechtern. Nach FRITZE (1889, p. 77) hat der umgewandelte Dünndarm den Zweck, „einen völlig hermetischen Verschuß nach

hinten zu bilden, um das Entweichen der im Darne eingeschlossenen Luft zu verhindern“. Darin hat er ohne Zweifel recht. Den Zweck der im Mitteldarme angesammelten Luft aber deutet er nach meiner Ansicht nicht ganz richtig.

Er schreibt: „Der mit Luft gefüllte Darm dehnt das Abdomen aus und dient dadurch zusammen mit den Flügeln dem Insect als Fallschirm. Dadurch kann es sich längere Zeit ohne größere Anstrengung in einer gewissen Höhe halten. Wird dann die Luft durch die Kontraktion des Darmes plötzlich ausgestoßen, so nimmt der ganze Körper einen bedeutend kleinern Raum ein, und das Tier kann sich rasch sinken lassen“ (ibid., p. 77). Wenn aber das Abdomen als Fallschirm dienen soll, so kommt es doch vor allen Dingen darauf an, daß es in der Horizontalebene, also in die Breite, ausgedehnt wird. Sobald aber der Mitteldarm sich mit Luft anfüllt, so werden die bis dahin nur wenig gewölbten Sterniten und Tergiten in erster Linie in dorsoventraler Richtung gespannt; infolgedessen nähert sich das sonst etwas abgeplattete Abdomen immer mehr der Zylinderform, und es bedarf dann schon einer ziemlichen Ausdehnung des Abdomens, soll nur die früher wirksame Fläche wieder erreicht werden. Da nun aber die herrschende Spannung durchaus nicht so groß sein darf, weil sonst ohne Zweifel das dünnwandige Herz Schaden nehmen würde, so wird der von FRITZE angegebene Zweck überhaupt nicht oder nur in geringem Maße erreicht.

Ich glaube eher der Meinung PALMÉN's zustimmen zu dürfen, die er folgendermaßen (1884, p. 61) äußert: „Die im Mitteldarm eingeschlossene Luftmasse wird nämlich den übrigen Muskeln mit dem Integument die Möglichkeit geben, auch ihren Druck, durch die passive Vermittlung des Darmes bis weit in den Hinterleib fühlbar zu machen und so die Verrichtungen der Geschlechtsorgane (die ja zwischen Darm und Körperwand liegen) zu beeinflussen. Deren Inhalt wird demnach energischer nach hinten resp. nach außen befördert.“

Ob der mit Luft — vielleicht ist es auch ein anderes Gas — angefüllte Darm als Luftballon wirkt oder nicht, lasse ich dahingestellt.

### Excretionssystem.

Anschließend an die Behandlung des Darmkanals will ich noch einige Bemerkungen über das Excretionssystem machen. Als solches fungieren ja bekanntlich bei den Insecten die sogenannten MALPIGHI-

schen Gefäße; das sind langgestreckte tubulöse Drüsen, die gewöhnlich auf der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm oder in den Enddarm selbst münden.

Die Zahl dieser Excretionsgefäße oder Harnkanälchen ist bei *Siphyl. lac.* eine ungewöhnlich große und beträgt weit über 100, die alle zwischen Mittel- und Enddarm (cf. Fig. 20) rundum dicht gedrängt einmünden und den Darm an dieser Stelle wie ein unentwirrbares Knäuel umgeben.

Jedes Excretionsgefäß besteht aus 2 Teilen, einem dickern mehr drüsigen und einem dünnern hauptsächlich ausführenden. Jener ist vor seiner Mündungsstelle spiralig aufgerollt und etwas keulenartig angeschwollen. Dieser, etwa halb so dick, verläuft in der mannigfachsten Form, je nach dem der Raum es gestattet, zum Darm.

Die Wandung des Harnkanälchens besteht ebenfalls aus mehreren Schichten. Zu äußerst ist es umschlossen von einer bindegewebsartigen, ziemlich dicken Hülle, dem sogenannten Peritonealüberzug. Dann beobachtet man nach dem Innern zu eine schmale, stark lichtbrechende Zone, die SCHINDLER (1877, p. 623) als eine besondere Schicht, die *Tunica propria*, erklärt. Dann kommen endlich nach dem Innern zu gelegen große Excretionszellen der verschiedensten Form, von denen gewöhnlich nur zwei, selten drei, auf einem Querschnitte getroffen werden. Sie haben große, sich lebhaft färbende Kerne. Infolge der eigenartigen Anordnung dieser Zellen hat das Lumen im Innern eine spiralige Form. Auch ist dasselbe verhältnismäßig eng und nur an der aufgerollten Stelle etwas erweitert. Die Zellen im zweiten Teile sind kleiner. Das Lumen dagegen ist etwas größer und erweitert sich besonders an der Einmündungsstelle in den Darm.

### Nervensystem.

Bei *Siphyl. lac.* finden wir ein typisches Strickleiter-Nervensystem, das aus dem Oberschlundganglion, dem Unterschlundganglion und der Bauchkette oder dem Bauchstrang besteht. Ober- und Unterschlundganglion liegen im Kopfe und zwar das erstere dorsalwärts vom Ösophagus, letzteres etwas weiter nach hinten ventralwärts davon.

Das Oberschlundganglion besteht aus zwei miteinander verschmolzenen, aber immerhin noch deutlich durch eine rings verlaufende Furche voneinander zu unterscheidenden Hälften (cf. Fig. 26), die in der Richtung von vorn nach hinten abgeplattet sind.



Unmittelbar neben dem Oberschlundganglion, nur durch einen kurzen, aber dicken Nervus opticus mit ihm verbunden, liegt jederseits das ebenfalls abgeplattete Ganglion opticum (*go*) der Facettenaugen. Jedes derselben ist fast so groß wie die beiden Oberschlundganglienhälften zusammengenommen. Weiterhin gehen etwas schräg nach oben hin die beiden Nervi optici ocellorum lateralium, die ebenfalls vor ihrem Eintritt in das Ocellum eine kleine gangliöse Anschwellung bilden. Desgleichen führt von der mittlern Vorderseite des Hirns aus direkt ein Nervus opticus zum mittlern Punktauge, der genau wie jene ein kleines Ganglion opticum bildet. An der Vorderseite jeder Hälfte entspringen dann endlich noch die beiden Nerven für die Antennen. Die drei letztern Nerven sind in der Figur nicht zu sehen.

Das Unterschlundganglion stellt äußerlich ein vollkommen einheitliches Gebilde dar von länglicher, etwas ovaler Gestalt. Vom Unterschlundganglion gehen drei Paare von Nerven aus, die vornehmlich die Kauwerkzeuge innervieren. Das zweite, etwas dünnere Paar geht von der Unterseite aus und ist darum in Fig. 26 nicht sichtbar.

Ober- und Unterschlundganglion sind miteinander verbunden durch zwei Connective von dickem Kaliber. Alle vier zusammen bilden den sogenannten Schlundring, durch den der Ösophagus und die vordere Aorta sich hinziehen. Die beiden Connective verlaufen zunächst fast ganz ventralwärts und biegen dann auf einmal nach hinten hin um. An der Biegungsstelle sind sie bedeutend verdickt. Ehe sie aber in das Unterschlundganglion eintreten, treten sie schon durch eine Quercommissur (*ca*), die als die Commissur des zweiten Kopfganglienpaares aufzufassen ist, miteinander in Verbindung. Jene verdickten Stellen sind vielleicht die Überreste dieses Ganglienpaares.

Vom Unterschlundganglion geht dann nach hinten hin die Bauchkette ab, die sich sehr dicht über der untern Körperwand hinzieht, und bei frisch gehäuteten Exemplaren ziemlich deutlich durch diese hindurch zu sehen ist. Der ganze Bauchstrang ist sehr flach und platt. An den Segmentgrenzen macht er jedesmal in ventrodorsaler Richtung eine S-förmige Knickung.

Er besteht aus 3 thoracalen und 7 abdominalen Ganglien, die alle untereinander durch zwei Längscommissuren miteinander in Verbindung stehen. Diese Commissuren sind im Thorax breit und deutlich voneinander getrennt, im Abdomen dagegen schmaler und



erst bei Vergrößerung als zwei voneinander getrennte Nervenstränge zu erkennen.

Die drei Thoracalganglien haben alle ungefähr sechseckige Gestalt. Das mittlere ist das größte, während die beiden andern ungefähr einander gleich sind. Das 1. dieser Ganglien liegt am Ende des Prothorax, das 2. in der Mitte des Mesothorax, das 3. endlich am Anfange des Metathorax. Die 7 Abdominalganglien liegen vom 2.—8. Segment immer im ersten Drittel des betreffenden Segments. Letztere sind alle in dorsoventraler Richtung abgeplattet und von derselben Größe; nur das letzte ist etwa doppelt so groß, da es wahrscheinlich alle Ganglien der folgenden Segmente mit sich vereinigt hat. Es entsendet auch außer den, den übrigen Ganglien typischen Nerven noch nach hinten hin zwei mächtige Nerven ab, die sich später weiter ramifizieren und das 9. und 10. Segment sowie deren Anhänge innervieren. Von jedem übrigen Hinterleibsganglion aus geht ein ziemlich starker Nerv seitwärts und außerdem ein bedeutend schwächerer nach rückwärts ab.

Im 1. Hinterleibssegment ist also bei *Siphyl. lac.* kein Ganglion vorhanden. Dieses ist vielmehr in den Metathorax gerückt und hat sich hier dem Metathoracalganglion dicht angelegt, ja ist teilweise sogar mit ihm verwachsen. Daß es sich bei diesem Teile des Metathoracalganglions aber tatsächlich um ein Abdominalganglion handelt, läßt sich aus mehreren Gründen nachweisen.

Er ist fast genau von derselben Gestalt und Größe wie die Abdominalganglien; er hat dieselbe weißliche Farbe wie jene, während die Thoracalganglien eine gelbliche Färbung aufweisen; von ihm gehen die nämlichen Nerven aus wie von jenen, und zwar sind sie nicht seitlich, sondern rückwärts zum 1. Abdominalsegment dirigiert und innervieren dieses Segment genau so wie etwa das folgende Abdominalganglion das 2. Segment. Aber auch auf Sagittalschnitten sind beide noch deutlich zu unterscheiden. Beide haben sozusagen nur das äußere Neurilemm gemeinsam. Im untern Teile der Ganglien liegen die großen sich blau färbenden Ganglienzellen und im obern die sich rötlich färbenden Nervenfasern.

Zugleich kann ich mich auch auf HEYMONS berufen, der (1896, p. 45—46) festgestellt hat, daß bei den Ephemeriden während des Embryonallebens sich das 1. Abdominalganglion mit dem 3. thoracalen vereinigt.

Bei den Ephemeriden scheint überhaupt die Tendenz herrschend zu sein, die Nervenzentren zu konzentrieren. Bei *Tricorythus*, bei

*Heptagenia*, *Oligoneuria*, *Ephemerella*, *Coenis* usw. finden wir dieselben Verhältnisse wie bei *Siphilurus* (VAYSSIÈRE, 1882, tab. 9 u. p. 123). Bei *Ephemerella vulgata* liegen nach TÜMPEL (1901, p. 81) und PICTET (1843, p. 97) 4 Ganglien im Thorax, von denen die beiden mittlern sehr nahe aneinanderliegen, und außerdem noch 7 Ganglien im Hinterleib. Bei dieser Fliege also ist noch nicht die Verschmelzung des letzten Brustknotens und des 1. Abdominalganglions erfolgt. Diese Eintagsfliege steht ja überhaupt ihrer ganzen Organisation nach noch auf einer ziemlich tiefen Stufe. Bei *Pal. long.* sind nur 2 Thoracalganglien und außerdem 7 Hinterleibsganglien vorhanden. Bei *Cloeopsis diptera*, *Oniscigaster wakefieldi* und *Baetis* finden sich nur noch 6 Hinterleibsganglien. Bei der letztgenannten berühren sich die beiden letzten Ganglien und sind schon bis an die Grenze zwischen dem 6. und 7. Segment vorgerückt. Bei *Prosopistoma* gar ist überhaupt nur 1 großes Thoracalganglion vorhanden, in dem alle übrigen Nervenknotten konzentriert sind (cf. VAYSSIÈRE, 1882, p. 123 bis 124).

Ein sympathisches Nervensystem ist auch ohne Zweifel bei *Siphil. lac.* vorhanden, wenn es auch sehr fein und darum nicht so leicht aufzufinden ist wie das andere. Ich habe nun nicht eine besondere Nervenfärbmethode angewandt, und darum war es mir wohl unmöglich, dasselbe genau zu verfolgen. Es wäre sonst interessant, dieses System genau zu untersuchen und die Veränderungen festzustellen, die mit ihm bei der Subimago, die ja bekanntlich keine, wenigstens keine feste Nahrung mehr zu sich nimmt, vor sich gehen. Was ich so nebenbei davon gefunden habe, will ich wenigstens hier mitteilen.

Zunächst ist ein sehr gut entwickeltes Ganglion frontale vorhanden. Dasselbe liegt eine Strecke vor dem Oberschlundganglion dicht unter der Körperwand und innerviert die Oberlippe und den Epipharynx. Vom Ganglion frontale aus führen 2 anfangs ziemlich starke, dann schwächer werdende Nerven nach rückwärts, wahrscheinlich zum Oberschlundganglion. Einen mittlern, rückwärts verlaufenden Nerven, den Nervus recurrens, habe ich in der Nähe des Ganglion frontale nicht feststellen können. Im Schlundring aber oberhalb der Aorta verläuft, zum Teil vom Neurolemm des Großhirns eingeschlossen, ein Nerv, der dem genannten Nerven jedenfalls entspricht. Des weitern tritt an der Rückseite des Oberschlundganglions ein kräftiger Nerv auf, der rückwärts nach unten hin bis zur Aorta, die hier noch dem Darm aufliegt, verläuft und dann auf

einmal nicht mehr zu sehen ist. Sehr wahrscheinlich endigt er in einem oder mehreren flachen, dem Darm und der Aorta aufliegenden Ganglien.

VAYSSIÈRE schreibt (1882, p. 125), daß er bei allen Untersuchungen nichts weiter vom sympathischen System gefunden habe als sehr feine an der Basis gewisser Thoracal- oder Abdominalganglien zwischen den beiden Connectiven entspringende Nerven, die die Richtung gegen den Magen einschlugen, dort aber nicht weiter von ihm hätten verfolgt werden können.

Ich habe nun auch derartige Bildungen bei *Siphylurus* gefunden, wage aber nicht bestimmt zu behaupten, daß es sich um wirkliche Nerven handelt, da ich bei der mir zu Gebote stehenden Vergrößerung nicht genau feststellen konnte, ob sie wirklich von dem Nervenzentrum ausgingen oder ob es sich nur um Weiterbildungen des Neurolemms handelte, das hier nach oben hin in eine Spitze ausgezogen war.

### Sinnesorgane.

Von den hier in Betracht kommenden Sinnesorganen habe ich nur die Ocellen genauer untersucht. Diese gehen sehr wahrscheinlich durch Delamination aus der Hypodermis hervor. Bei einer jungen Larve nämlich sah ich fast die ganze Oberfläche des Punktauges noch von der Hypodermis bedeckt, doch waren unter den Hypodermiszellen auch schon Zellen des linsenförmigen Körpers zu erkennen. Bei den ältern Larven gingen die Zellen des linsenförmigen Körpers allmählich in die der Hypodermis über.

Zu äußerst liegt eine durchsichtige chitinige Cornea; dann folgt eine Schicht von Zellen, die zusammen das Aussehen einer bikonvexen Linse haben. Es sind längliche, polygonale Zellen mit großen ovalen, oft rechteckigen Kernen, die gewöhnlich in der Mitte der Zellen liegen, nicht selten aber auch mehr nach dem Ende zu zu finden sind. Bei den Subimagines und Imagines nimmt diese Schicht bedeutend an Dicke zu. Auf diesen linsenförmigen Körper kommt nach innen zu die sogenannte corneogene Schicht, die REITZENSTEIN (1905, p. 171) als die eigentliche Retina bezeichnet; sie besteht aus hexagonalen, prismenförmigen Zellen, die an der der Linse zugewandten Seite abgerundet sind und hier große ovale Kerne tragen. SEILER (1906, p. 4) dagegen sieht, dem Beispiele von HESSE folgend, erst in der folgenden Schicht die eigentliche Retina. Diese trägt an ihrer der vorigen Schicht zugewandten Seite einen stäbchen- oder



stiftchenförmigen Saum. Zwischen ihnen befinden sich Hohlräume, die durch das sogenannte Tapetum ausgefüllt werden, welches von SEILER als eine Anhäufung von Fettkörperzellen, von andern dagegen als eingewanderte Bindegewebszellen betrachtet wird.

Die corneogene Schicht färbt sich am stärksten, die Retinaschicht weniger, die linsenförmige fast gar nicht, wohl aber ihre Kerne. Zu innerst folgt endlich die einschichtige Pigmentschicht, die das ganze Auge becherförmig umhüllt. Merkwürdigerweise begleitet dieselbe auch noch den Nervus opticus ocelli bis dicht vor dessen Eimmündung in das Neurolemm des Oberschlundganglions.

Was die Facettenaugen anbelangt, so zeigen die der männlichen Imagines, wie schon STEMPELL (1908, p. 23) mitgeteilt hat, eine große Ähnlichkeit mit denen von *Chirotonetes ignotus* WALK., desgleichen aber auch mit denen der *Siphylurus* ganz nahe verwandten Gattung *Baetis*, unter die ja auch noch von PICTET (1843) *Chirotonetes* gezählt wird. Schon äußerlich ist durch eine Furche die innere Zweiteilung des Auges kenntlich gemacht. Im Innern ist die Grenze zwischen beiden Teilen sehr scharf; auch ist der untere Teil bedeutend stärker pigmentiert als der obere. Die Augen, die wegen der Beschaffenheit ihrer wohlausgebildeten Krystallkegel, zu den euconen gehören, sind ganz nach dem Normaltypus gebaut. Wer sich ungefähr ein Bild von dem Bau des Auges machen will, vergleiche die Beschreibungen und die dazu gehörigen Zeichnungen, die ZIMMER (1898, p. 248–49, tab. 13 fig. 19–22) von *Baetis* gegeben hat.

### Genitalsystem.

Wie alle Insecten, so ist natürlich auch *Siphylurus lac.* getrenntgeschlechtlich, und zwar sind die Geschlechtsorgane beim Männchen völlig und beim Weibchen bis auf einen einzigen Abschnitt paarig. Sie liegen bei beiden Geschlechtern anfangs dorsal lateral vom Darm, biegen dann aber um denselben herum und münden schließlich ventral.

### Die männlichen Geschlechtsorgane.

Testes. Die männlichen Geschlechtsdrüsen beginnen im Anfange des 6. Abdominalsegments und erstrecken sich bis in das 7. Segment hinein. Sie bestehen aus einer ganzen Anzahl kleiner blasenartiger Hodenfollikel, die in ganz unregelmäßiger Form einem gemeinschaftlichen Kanal wie kurz gestielte Beeren aufsitzen und



zwar zumeist an der dem Darm abgewandten Seite. Alle diese Follikel werden von einer einzigen dünnen Membran überzogen. Die Follikel oder Samenkapseln bestehen in ihrem Innern aus einer großen Anzahl von Zellen, in denen die einzelnen Spermien erzeugt werden.

Die Spermien, von denen uns Fig. 30 eine Abbildung gibt, sind langgestreckt und überall ungefähr von gleicher Dicke. Der ebenfalls längliche und etwas breitere Kopf ist nach vorn in eine, allerdings nicht besonders scharfe Spitze ausgezogen. Er färbt sich intensiv dunkel, während das Schwanzstück kaum merklich gefärbt erscheint. Die Zahl der produzierten Spermien ist eine ganz ungewöhnlich große.

Die einzelnen Follikel kommen nacheinander, von den vordersten angefangen, zur Reife und entleeren alle ihre Produkte in den zweiten Teil des Vas deferens. Präpariert man daher die Genitalien einer männlichen Imago, so findet man die Samenkapseln als völlig geschrumpfte, dunkle Gebilde dem ersten Teile des Vas deferens aufliegen, die diesem Teile ein runzliges Aussehen verleihen (cf. Fig. 27 t).

Vasa deferentia. Während der follikeltragende erste Teil der Vasa deferentia sich völlig dorsal lateral vom Darm erstreckt, verläuft der zweite Teil etwas ventral lateral den Darm entlang, bis er schließlich im 9. Segment völlig ventralwärts wandert. Dort werden die beiden Vasa deferentia sehr genähert, so daß sie jetzt ganz unter dem Darm zu liegen kommen, von dem sie aber durch dazwischen verlaufende Längsmuskeln getrennt bleiben. Irgendein Querkanal aber, durch den sie etwa wie bei *Polymitaereys virgo* (cf. PALMÉN, 1884, p. 45) miteinander anastomosierten, ist hier nicht vorhanden. Am Ende des 9. Segments biegen dann beide Ausführungsgänge scharf nach oben und vorn um, gehen eine kleine Strecke parallel nach vorn, um dann nach einer abermaligen ebenso scharfen Biegung nach oben und rückwärts bald in die etwas dorsal lateral gelegenen beiden Copulationsglieder zu verlaufen (cf. Fig. 27).

Die Wände der Vasa deferentia bestehen aus mehreren Schichten. Zu äußerst finden wir ein schwaches Peritoneum, darunter eine Muskelschicht, die im ersten Teile fast nur aus Ringmuskeln besteht, im zweiten Teile aber in eine äußere Längsmuskel- und innere Ringmuskelschicht zerfällt. Dann folgt eine dünne Tunica propria und endlich zu innerst eine aus drüsigen Zellen bestehende Epidermis. Die letztere ist an der der Medianlinie zugewandten Seite

außerordentlich stark verdickt und trägt zahlreiche, mitunter hohe Falten, so daß auf einem Querschnitte das Lumen sternförmig erscheint. Bei ältern Larven und Nymphen nimmt das Lumen von vorn nach hinten ab.

Bei den geschlechtsreifen Insecten ist es gerade umgekehrt. Der aus den Follikeln entleerte Same wird nämlich besonders im zweiten Teile der Vasa deferentia aufgespeichert und bildet zusammen mit dem von den Drüsenzellen abgesonderten Schleim die Samenflüssigkeit. Die Ausführungsgänge fungieren also auch noch als Vesiculae seminales und Glandulae mucosae. Die Geschlechtsorgane der einen Seite einer männlichen Imago zeigt uns Fig. 27, an der auch vor allem das prall mit Samenflüssigkeit angefüllte Vas deferens auffällt.

Ductus ejaculatorii. An der Basis der Copulationsglieder gehen die Vasa deferentia direkt in die etwas engeren Ductus ejaculatorii über. Diese verlaufen ventral an der Innenseite eines jeden Penis. Wir finden hier dieselben Schichten wieder wie bei jenen. Doch ist hier die Ringmuskelschicht dünn, die Längsmuskelschicht dagegen besser entwickelt, und die Epithelzellen sind ganz flach. Das Lumen erweitert sich gegen die am Ende des Penis etwas ventral verschobene Geschlechtsöffnung. Letztere ist ringsherum besetzt mit einer dünnen weichen Chitinlamelle.

Penes. Die beiden männlichen Begattungsglieder, deren Form Fig. 27 veranschaulicht, sind an ihrer Basis etwas verwachsen. Sie sind bei dem geschlechtsreifen Tier nicht ohne weiteres sichtbar, da sie oben von dem Tergiten des 10. Segments und der mittlern Schwanzborste und unten von der die Haltezange tragenden Lamelle verdeckt werden.

Dorsal lateral und zwar nach außen trägt jeder Penis einen eigenartigen, flachen, spatelartigen Anhang (*pa*), der etwas nach außen gekrümmt ist. An diesen Anhang setzt sich ein ziemlich dickes Muskelbündel an, durch welches jener bewegt werden kann. Er dient ohne Zweifel dazu, die Eiklappe des Weibchens zu heben und so dem rundlichen Penis Eingang in die betreffende Intersegmentalfalte zu verschaffen. Zugleich schützt er dadurch den Penis vor Verletzungen durch die Eiklappe. Endlich kommt er, wie ich noch weiter unten zeigen werde, in eine besondere, stark mit Chitin ausgekleidete Erweiterung der weiblichen Ausführungsgänge zu liegen und bringt, indem er vermöge seines gekrümmten Teiles wie ein Widerhaken wirkt, den Penis in eine feste Lage, so daß

das Sperma sicher überführt werden kann. Sobald dies geschehen ist, befreit das erwähnte Muskelbündel durch Kontraktion den gekrümmten Teil des Penisanhanges aus seiner Lage, und die beiden Copulationsglieder können wieder ungehindert aus der Intersegmentalfalte zurückgezogen werden.

### Die weiblichen Geschlechtsorgane.

**Ovaria.** Die beiden weiblichen Geschlechtsdrüsen bestehen aus einer großen Anzahl ziemlich kurzer Ovarialröhren, die alle der Dorsalseite des ersten Uterusabschnittes, dem sog. Calyx, aufsitzen. Jede Röhre ist in einen langen Faden, den sogenannten Endfaden, ausgezogen, mit dem sie dorsal in der Nähe des Herzens befestigt ist. An den Faden schließt sich direkt die Endkammer an, die eine Menge noch undifferenzierter Zellenelemente enthält. Die einen dieser Zellen werden zu den eigentlichen Eizellen, die andern zu den Follikelzellen der Eiröhren (cf. Fig. 29).

Die einzelnen Eizellen, die sehr schnell an Größe zunehmen, tragen im Innern einen etwas exzentrisch gelegenen Eikern, der seinerseits wieder das Kernkörperchen einschließt. Anfangs ist dieser Kern noch deutlich durch das Epithel hindurch zu sehen. Je mehr sich aber das Chorion entwickelt, um so undeutlicher schimmert er hindurch, bis er schließlich gar nicht mehr zu sehen ist.

**Uteri.** Die Uteri oder Tuben zerfallen in den eirohrtragenden Calyx und den Ausführungsgang oder Oviduct. Ersterer liegt ventral von den Eiröhren und verläuft dorsal-lateral vom Darm ungefähr von der Mitte des Prothorax aus bis gegen Ende des 6. Abdominal-segments. Dort geht er kontinuierlich in den Oviduct über, der noch eine kleine Strecke diese Richtung beibehält, dann aber plötzlich um die im Abdomen verlaufenden Hauptlängsmuskelstämme herum-biegt (cf. Fig. 44) und rasch ventralwärts gegen die Mitte der zwischen dem 7. und 8. Hinterleibssegment liegenden Intersegmentalfalte verläuft.

Die Wandung der Uteri besteht aus denselben Schichten wie die Samenausführungsgänge der Männchen. Beim Übergange zum Luftleben aber wird die Calyxwandung auf eine dünne Membran (cf. Fig. 28 *cal*) reduziert, im Oviduct dagegen ist vor allem die Ringmuskelschicht gut ausgebildet.

Waren bis hierher die Verhältnisse genau so wie bei den übrigen bis jetzt untersuchten Eintagsfliegen, so zeigen sich jetzt einige bemerkenswerte Unterschiede. PALMÉN (1884) hat ja eine ganze Reihe



Eintagsfliegen hinsichtlich ihrer Geschlechtsorgane eingehend untersucht und mit Ausnahme der Gattung *Heptagenia* bei allen ungefähr dieselben Verhältnisse gefunden, daß nämlich die beiden Oviducte völlig getrennt und ohne weitere Anhänge in der Intersegmentalfalte münden. Bei *Heptagenia venosa* dagegen trägt einerseits die untere Wand dieser Falte jederseits ein taschenförmiges Gebilde, das allerdings kein offenes Lumen besitzt, weil die beiden Hälften der sie auskleidenden Chitinhaut dicht aneinander gerückt sind (1884, p. 77, tab. 4, fig. 63), andererseits aber auch ist die obere Wand der Falte in bestimmter Weise modifiziert, indem dort die Hypodermis zu wuchern begonnen hat. Diese „Hypodermiswucherung hat sich von der ventralen Seite des Segments etwas abgeschnürt und zeigt nunmehr in der Mitte ein Lumen, das nach oben mit der Leibeshöhle durch eine an Breite zunehmende Öffnung kommuniziert. Das Ganze stellt sich als zwei beiderseits um eine mittlere Hypodermiswucherung belegene Hypodermisfalten dar, die von der obern Wand der Intersegmentalfalte gebildet werden“ (ibid., p. 76).

Über die Bedeutung der beiden seitlichen Taschen berichtet er: „Ferner paßt die Breite des Apex penis und speziell die beiden transversal gestellten, schlitzenförmigen Ostia genitalia des Männchens genau gegen die beiden ebenfalls schlitzenförmigen Mündungen der beiden taschenartigen Gebilde des Weibchens. Hieraus möchte ich schließen, daß diese Mündungen sich bei der Paarung gegenseitig anlegen, und daß der Samen unmittelbar in die beiden Taschen gelangt. Demnach wären die Taschen der Weibchen etwa Begattungstaschen, Bursae copulatrices oder Receptacula seminis, wenn man nicht am ehesten sie für undifferenzierte Taschen halten will, welche die Funktionen beider zugleich besorgen“ (ibid. p. 79).

PALMÉN bedauert es sehr in seiner Arbeit, daß ihm kein befruchtetes Weibchen dieser Gattung zur Verfügung gestanden habe, durch das seine Vermutungen hätten bestätigt werden können. Das Vorhandensein jener obern Hypodermisfalten sucht er folgendermaßen zu erklären:

„Vor allem möchte ich hier auf die Stacheln des Penis bei *Hept. ven.* aufmerksam machen. Wenn die Geschlechter in der Weise sich paaren, wie oben als wahrscheinlich angegeben wurde, werden diese Stacheln in Contact mit der medianen Hautwucherung gebracht, durch deren dünne Chitinhaut sie einen mechanischen Reiz ausüben können, welcher für die Geschlechtsverrichtung des sonst passiv sich verhaltenden Weibchens nicht ohne Belang sein möchte“ (ibid., p. 80).



Diese Mitteilungen PALMÉN's über *Hept. ven.* vorausgeschickt, werden uns um so leichter die Verhältnisse bei *Siphyl. lac.* verstehen lassen, denn die Genitalien jener bilden ohne Zweifel ein Übergangsstadium von den primitiven Geschlechtsorganen der übrigen Eintagsfliegen zu den schon ziemlich hoch entwickelten und den Organen der übrigen Insecten sehr nahe stehenden Geschlechtsorganen unserer Ephemeride.

Da ich mehrere befruchtete Weibchen von *Siphyl.* besaß, so war es mir zugleich auch umso leichter gemacht, die Bedeutung und Funktion der einzelnen auftretenden Teile zu konstatieren. Weil ich nun der Ansicht bin, daß auch die schönste Beschreibung die Verhältnisse nicht so klar darstellen kann wie eine einfache Figur, so habe ich, dem Beispiele PALMÉN's folgend, in einer Reihe von Zeichnungen, die alle einer Transversalschnittserie entnommen sind, die Verhältnisse wiederzugeben versucht. Aus 47 aufeinanderfolgenden, leider nicht ganz senkrecht zur Medianlinie getroffenen Schnitten habe ich die 13 wichtigsten ausgewählt.

Bei *Siphyl. lac.* sind jene oberen Hypodermisfalten vollständig miteinander verwachsen, so daß das Lumen der Hypodermiswucherung von der allgemeinen Leibeshöhle vollständig abgeschlossen ist. Dieses Lumen nun steht durch zwei ziemlich enge Kanäle mit jenen taschenförmigen seitlichen Gebilden (*bc*) und durch diese mit den beiden Oviducten (*o*) in offener Kommunikation. Seitlich von den taschenförmigen Gebilden befindet sich noch jederseits eine länglich ovale, mit Chitin sehr stark ausgekleidete Erweiterung, die in ihrer Länge und Breite genau dem Pisanhang entspricht.

In Fig. 31—43 sind die Spermien durch kleine Punkte dargestellt. Sie lassen sofort erkennen, daß die geschlossene Hypodermiswucherung als unpaares Receptaculum seminis und jene taschenförmigen Gebilde tatsächlich als Bursae copulatrices fungieren. Letztere nehmen den Penis und seinen Anhang bei der Begattung auf.

VASSIÈRE hat übrigens bei *Prosopistoma* ebenfalls ein unpaares Gebilde gefunden, das vielleicht auch als Rec. sem. fungiert und das er folgendermaßen beschreibt: „Diese beiden Lappen (die weiblichen Geschlechtsdrüsen, cf. fig. 45) vereinigen sich unten in einem einzigen nach hinten hin abgerundeten Körper. Über der Mitte dieses letztern befindet sich eine Art Tasche (*u*), von welcher zwei Röhren ausgehen (*o*, *o'*), welche den Darmkanal am Anfange des Abdomens umfassen und sich gegen die Ventralplatte des 7. Ringes wenden. Im Gegensatz zu dem Verhalten bei den meisten Insecten,

vereinigen sie sich nicht in einen kurzen, gemeinsamen Endkanal, bevor sie nach außen münden; sie endigen vielmehr getrennt und wenig lateral zwischen den 7. und 8. Abdominalring“.

Durch die Entdeckung eines unpaarigen Rec. sem. bei *Siphl. lac.* ist — und das will ich hier besonders betonen — wieder ein weiteres Bindeglied zwischen dem paarigen und unpaarigen Genitalsystem gefunden. Es wäre daher nur zu wünschen, daß sowohl die Organe von *Hept. ven.* als auch die von *Siphl. lac.* unter die sechs charakteristischen, von PALMÉN aufgestellten Übergangsstadien vom paarigen zum unpaaren System aufgenommen würden.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1737. SWAMMERDAM, Bijbel der Natuure, Leyden, Vol. 1, p. 235—270, tab. 13—15. Lateinisch: Biblia naturae von HIERONIMUS DAVID GAUBIUS, ebendasselbst. Deutsch: Bibel der Natur von BOERHAVE, Leipzig 1752.
- \*1742. RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, Vol. 6, Paris.
- \*1771. DE GÉER, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, Vol. 2, Stockholm. Deutsch: Abhandlungen zur Geschichte der Insekten, Vol. 2, Nürnberg 1779.
- \*1837. DUTROCHET, Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des Végétaux et des Animaux.
- \*1838—1839. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie, Vol. 2, Berlin.
1841. DUFOUR, LÉON, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Néoptères, Vol. 7, p. 578—581.
1843. PICTET, F. J., Histoire naturelle générale et particulière des Insectes Néuroptères. II. Famille des Éphémérines, Genève et Paris.
- \*1848. BURMEISTER, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Ephemeriden, in: D'ALTON's Ztg. Zool. Zoot. Palaeozool., Vol. 1, No. 14, p. 109—112.
1848. CORNELIUS, C., Beiträge zur näheren Kenntnis der *Palingenia longicauda* OL., in: Progr. Real- u. Gewerbeschule Elberfeld, p. 1—38.
1849. MEYER, H., Über die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtsteile der Lipopteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 1, p. 175—179.
1856. LENZ, H. OTHMAR, Zoologie der alten Griechen und Römer, Gotha. Zool. Jahrb. XXIX. Abt. f. Anat.

1861. REICHE, Note sur des Éphémères rencontrées en grande quantité dans les environs du Mans, in: Ann. Soc. entomol. France (4), Vol. 1, Bull. p. XXIX.
1863. HAGEN, A. H., Synopsis of the British Ephemeridae, in: Entomol. Annual 1863, London.
1863. LUBBOCK, JOHN, On the development of *Chloëon dimidiatum*, Part I, in: Trans. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 24, Part 2, p. 61—78.
1865. LANDOIS, LEONH., Über die Funktion der Fettkörper, in: Z. wiss. Zool., Vol. 12, p. 371—372.
1866. LUBBOCK, JOHN, On the development of *Chloëon dimidiatum*, Part II, in: Trans. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 25, p. 477—492.
- 1867—1868. M'LACHLAN, R., On a new species belonging to the Ephemeridous genus *Oligoneuria* (Trimeniana), in: Entomol. monthl. Mag., Vol. 4, p. 177—178.
1868. GRENACHER, HERM., Beiträge zur Kenntnis des Eies der Ephemeriden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 18, p. 95—98.
1869. M'LACHLAN, ROB., Gigantic species of Ephemeridee, in: Trans. entomol. Soc. London 1869, Proc. p. VIII.
1870. EATON, ALFRED EDWIN, On some new British species of Ephemeridae, in: Trans. entomol. Soc. London 1870, p. 1—8.
1870. JOLY, EMILE, Contributions pour servir à l'histoire des Éphémérines, in: Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, Vol. 4, p. 142—151.
1871. EATON, ALFRED EDWIN, A monograph on the Ephemeridae, in: Trans. entomol. Soc. London 1871, p. 1164.
1873. HAGEN, H. A., Notes on the Ephemeridae, compiled by the Rev. A. E. EATON, *ibid.*, 1873, p. 381—406.
1876. DIETL, M. J., Die Organisation des Arthropodengehirns, in: Z. wiss. Zool., Vol. 27, 1876, p. 488, tab. 36—38.
1876. JOLY, EMILE, Étude sur l'appareil reproducteur des Éphémérines, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 83, 1876, p. 809—813.
1877. PALMÉN, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems, Leipzig.
1877. JOLY, EMILE, On the reproductive apparatus of the Ephemeridae, in: Ann. Mag. nat. Hist. (4), Vol. 19, 1877, p. 193—195.
1877. ROSTOCK, M., Die Ephemeriden und Psociden Sachsens mit Berücksichtigung der meisten übrigen deutschen Arten, in: Jahresber. Ver. Naturk. Zwickau 1877, p. 76—100.
1877. SCHINDLER, E., Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, p. 587—661.
1878. FLÜGEL, J. H. L., Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen, *ibid.*, Vol. 30, Suppl., p. 556, tab. 23 u. 24.
1878. LANDOIS, H., Über die scheinbare Nutzlosigkeit langer Tierschwänze, in: 7. Jahresber. Westfäl. Provinzialver. Wiss. Kunst 1878, p. 35—36.



- 1878—1879. ALBARDA, HERMANN, Descriptions of three new European Ephemeroidea, in: Entomol. monthl. Mag., Vol. 15, p. 128—130.
- 1878—1879. SCHILLER, Über Ephemeroidea bei Dresden, in: SB. naturw. Ges. Isis, Dresden, Jg. 1878 (1879), p. 170—171.
- \*1879. BRANDT, ED., Über das Nervensystem der Wasserjungfer Odonata, in: Horae Soc. entomol. ross. 1879, Vol. 15, 4 p.
1879. ROSTOCK, M., Die Netzflügler Sachsens, in: SB. naturw. Ges. Isis, Dresden, Jg. 1879.
1880. EATON, A. E., Notes on the entomology of Portugal. I. Introductory, in: Entomol. monthl. Mag., Vol. 17, No. 196, p. 73—79.
- \*1881. ALBARDA, H., Midden-Sumatra, Vol. 4. Natuurlijke Historie. Afd. Neuroptera. Systematische Lijst, met beschrijving der nieuwe of weinig bekende soorten, 1881, separat, 22 p., 6 tab.
1881. v. HAYEK, GUSTAV, Handbuch der Zoologie, Vol. 2, Wien 1881.
- \*1881. PACKARD, A. S., jr., On the classification of the Linnean orders of Orthoptera and Neuroptera, in: Amer. Naturalist, Vol. 17, p. 820—829.
- \*1881. —, On the genealogy of the Insects, *ibid.*, p. 932—945.
1881. v. ROEHL, Über Palingenia longicauda, in: Verh. naturw. Ver. Bonn, Jg. 38, p. 164.
1882. VAYSSIÈRE, ALB., Recherches sur l'organisation des larves des Éphéméroïdes, in: Ann. Sc. nat., Zool. (6), Vol. 13, Art. No. 1, 1—137 p., 11 Pl.
- \*1883. EATON, A. E., A revisional monograph of recent Ephemeroidea or May-flies I., in: Trans. Linn. Soc. London (2), Zool., Vol. 3, p. 1—27, tab. 1—24.
1883. GOSSE, PH. HENRY, On the clasping-organs ancillary to generation in certain groups of the Lepidoptera, in: Trans. Linn. Soc. London, Zool., 1883, p. 265—345.
1883. PALMÉN, J. A., Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten, in: Morphol. Jahrb., Vol. 9, p. 169—176.
- \*1884. EATON, A. E., A revisional monograph of recent Ephemeroidea or May-flies II., in: Trans. Linn. Soc. London, Zool., 1884, p. 78—152, tab. 25—45.
1884. PALMÉN, J. A., Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Eine morphologische Untersuchung, Helsingfors, p. 1—108, 5 Taf.
1884. WITLACZIL, EMANUEL, Entwicklungsgeschichte der Aphiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 40, p. 675.
1884. ZIMMERMANN, O., Über eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeroïdenlarven, *ibid.*, Vol. 34, p. 404—406.
1885. KREUTZBURG, K., Über den Kreislauf der Ephemeroïdenlarven, in: Zool. Anz., Jg. 8, p. 246—248.

1885. WILL, F., Das Geschmacksorgan der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 42, p. 674—707.
1886. LEUNIS, JOHANNES, Synopsis der Tierkunde, 2 Vol., p. 525—526, Hannover.
1887. FAUSSEK, V., Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 45, p. 694—712, tab. 36.
1888. EATON, A. E., A revisional monograph of recent Ephemeridae or May-flies, in: Trans. Linn. Soc. London, Zool., 1888.
1888. KÖLLIKER, A., Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern, in: Z. wiss. Zool., Vol. 47, p. 691.
1889. FRITZE, AD., Über den Darmkanal der Ephemeriden, in: Ber. naturw. Ges. Freiburg, Vol. 4, p. 59—82, tab. 2 u. 3.
- \*1889. PACKARD, Guide to the study of Insects, 9. ed., 1889.
1890. DEWITZ, H., Einige Betrachtungen, betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insektenlarven, in: Zool. Anz., Jg. 13, p. 500—504, 525—531.
1890. JACKSON, W. HATCHETT, Studies in the morphology of the Lepidoptera, Part I, in: Trans. Linn. Soc. London, Zool., 1890, p. 143—175, tab. 15—19.
1890. VAYSSIÈRE, ALB., Monographie zoologique et anatomique du genre *Prosopistoma* LATR., in: Ann. Sc. nat., Zool. (7), Vol. 9, No. 1, p. 19—87, tab. 2—5.
1893. KOLBE, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin.
- \*1894. BETHE, ALBERT, Über die Erhaltung des Gleichgewichts, in: Biol. Ctrbl., Vol. 14, p. 95—114.
1894. CHILD, CH. M., Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 58, p. 475—528.
1894. LANG, ARNOLD, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere, Jena.
1896. HEYMONS, R., Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues der Odonaten und Ephemeriden, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, 2 Taf.
- \*1898?. CAUSARD, MARC., Sur le rôle de l'air dans la dernière mue des nymphes aquatiques, in: Bull. Soc. entomol. France, p. 258—261.
1899. LAMPERT, KURT, Das Leben der Binnengewässer, Leipzig.
1901. HESSE, R., Über die sogen. einfachen Augen der Insecten, in: Zool. Anz., Vol. 24, p. 30—31.
1901. NEEDHAM, J. G. and C. BETTEN, Aquatic Insects in the Adirondacks, in: New York State Mus., Bull. 47, Sept. 1901.
1901. TÜMPEL, R., Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach.
1903. BERRY, E. W., New or hitherto unknown Ephemerid nymphs of the eastern United States [New Jersey], in: Amer. Naturalist., Vol. 37, 1903.

1903. EATON, A. E., A new species of Ephemeridae from Norway, in: Entomol. monthl. Mag.
1903. GROSS, J., Über das PALMÉN'sche Organ der Ephemeriden, in: Zool. Jahrb., Vol. 19, Anat., tab. 7, p. 91—106.
1903. PACKARD, ALPHEUS S., Text-book of entomology, New York.
1904. HENNEGUY, L. FÉLIX, Les Insectes. Morphologie — Reproduction — Embryogenie, Paris.
1904. SLADE, Ephemeridae reentering water, in: Entomol. monthly Mag., Vol. 40.
1905. GROBBEN, KARL, Lehrbuch der Zoologie, Marburg.
1905. KNAUER, FRIEDRICH K., Die Tierwelt unserer Süßwasseraquarien, Regensburg.
1905. v. REITZENSTEIN, W., Untersuchung über die Entwicklung der Stirn- und Fühleraugen von *Periplaneta orientalis* und *Cloëon*, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., p. 161—180.
1906. SEILER, WILH., Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden, *ibid.*, Vol. 22, Anat., p. 1—40.
1907. HERTWIG, RICHARD, Lehrbuch der Zoologie, 8. Aufl., Jena.
1908. STEMPELL, WALTER, Kurze Mitteilungen über *Siphylurus lacustris* EATON in der Sitzung vom 31. Mai 1907, in: 36. Jahresber. Westfäl. Provinzial-Ver. Wiss. Kunst zool. Sekt., 1908.
- 1909a. BÖRNER, CARL, Die Tracheenkiemen der Ephemeriden, in: Zool. Anz., Vol. 33, p. 806—823.
- 1909b. —, Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beißmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung: Archi- und Metapterygota, *ibid.*, Vol. 34, p. 100—125.
1909. KIRMAYER, ROBERT, Bau und Entwicklung der Mundteile bei *Vespa vulgaris*, in: Morphol. Jahrb., Vol. 39, 3 Taf. u. 6 Fig. im Text.

Von den mit einem \* versehenen Werken haben mir nicht die Originalschriften, sondern nur Auszüge vorgelegen.

### Erklärung der Abbildungen.

---

<i>a</i> After	<i>ed</i> Enddarm
<i>aa</i> Aorta anterior	<i>ef</i> Endfaden
<i>afb</i> Aufhängeband	<i>ei</i> Eier
<i>agl</i> Abdominalganglion	<i>ek</i> Endkammer
<i>an</i> Anus	<i>ep</i> Epithel
<i>ant</i> Antenne	<i>epw</i> Epithelwülste
<i>amp</i> Amputationsstelle	<i>f</i> Forceps
<i>apl</i> Aorta posterior lateralis	<i>fa</i> Facettenauge
<i>apm</i> Aorta posterior media	<i>fe</i> Follikelepithel
<i>auf</i> Erweiterung für die Aufnahme	<i>fla</i> Flagellum
des Penisanhanges	<i>flh</i> Flügelhaut
<i>b</i> Borste	<i>fm</i> Femur
<i>bc</i> Bursa copulatrix	<i>fk</i> Fußkralle
<i>bdg</i> Bindegewebe	<i>gbo</i> Verbindung der Bursa cop. mit
<i>bg</i> Basalglied	dem Oviduct
<i>bl<sub>1</sub></i> Blindsack des Mesothorax	<i>gbr</i> Verbindung der Bursa cop. mit
<i>bl<sub>2</sub></i> Blindsack des Metathorax	dem Rec. sem.
<i>blg</i> Blutgerinnsel	<i>gep</i> großkerniges Epithel
<i>c</i> Colon	<i>gl</i> Ganglion
<i>ca</i> vordere Commissur	<i>go</i> Ganglion opticum
<i>cal</i> Calyx	<i>goe</i> Geschlechtsöffnung
<i>ch</i> Chorion	<i>hfl</i> hintere Flügelscheiden
<i>cl</i> Clypeus	<i>i</i> Intima
<i>co</i> Coxa	<i>k</i> Herzkammer
<i>d</i> Ductus ejaculatorius	<i>kep</i> kleinkerniges Epithel
<i>dd</i> Dünndarm oder Ileum	<i>kl</i> Herzklappe
<i>dr</i> drüsiger Teil	<i>kn</i> Knickungsstelle
<i>dw</i> Darmwand	<i>ko</i> Kopfstück
<i>dz</i> Dotterzellen	<i>kp</i> Körperhaut
<i>e</i> Eizelle	<i>l</i> Lamelle



<i>la</i> Labrum	<i>rm</i> Ringmuskel
<i>lm</i> lichtbrechende Membran	<i>rs</i> Rec. sem.
<i>ln</i> Längsmuskel	<i>rw</i> <sub>1</sub> 1. Ringwulst
<i>lp</i> Lamina paranasalis	<i>rw</i> <sub>2</sub> 2. Ringwulst
<i>ls</i> Lamina supraanalis	<i>rw</i> <sub>3</sub> 3. Ringwulst
<i>m</i> Muskel	<i>s</i> u. <i>sch</i> Seta oder Schwanzborste
<i>md</i> Mitteldarm	<i>sg</i> Segmentgrenze
<i>mdb</i> Mandibel	<i>sk</i> Sekretkörner
<i>mmg</i> Mündungsstelle der MALPIGHI-	<i>soc</i> seitlicher Ocellus
schen Gefäße	<i>sp</i> Segmentspitze
<i>moe</i> mittlerer Ocellus	<i>sr</i> Schlundring
<i>ms</i> mittlere Schwanzborste	<i>st</i> Stummelschwanz
<i>msgl</i> Mesothoracalganglion	<i>sti</i> Stiel
<i>mst</i> muskulöser Teil	<i>sto</i> Stomodäum
<i>mtgl</i> Metathoracalganglion	<i>sw</i> Scheidewand
<i>mtth</i> Metathorax	<i>t</i> Testes (zusammengeschrumpft)
<i>n</i> Nath	<i>ta</i> Tarsus
<i>no</i> Nervus opticus	<i>ti</i> Tibia
<i>noo</i> Nervus opticus ocelli	<i>tr</i> Trachea
<i>nuc</i> Nucleus	<i>tr</i> <sub>1</sub> in die 1. Tracheenkieme führende
<i>nucl</i> Nucleolus	Trachea
<i>o</i> Oviduct	<i>tri</i> Darminhalt
<i>oe</i> Ösophagus	<i>trk</i> Tracheenkieme
<i>oes</i> Ösophagusmündung	<i>tro</i> Trochanter
<i>ogl</i> Oberschlundganglion	<i>u</i> Uterus
<i>p</i> Pedicellum	<i>ugl</i> Unterschlundganglion
<i>pa</i> Penisanhang	<i>vb</i> Vorderbein
<i>pe</i> Perforatorium	<i>ve</i> vordere Schlundcommissur
<i>pgl</i> Prothoracalganglion	<i>vd</i> Vas deferens
<i>pm</i> Palpus maxillaris	<i>vfl</i> vordere Flügelscheide
<i>pl</i> Palpus labialis	<i>vk</i> Verschlussklappe
<i>prth</i> Prothorax	<i>wo</i> Wandung des Oviducts
<i>pt</i> Peritoneum	<i>z</i> Chitinzähne
<i>r</i> Rectum	

Tafel 40.

Fig. 1. Dorsalansicht der Larve (nach STEMPPELL). 3,5:1. Figur zeigt sehr schön den durchschimmernden Darm.

Fig. 2. Letzte Larvenhaut oder Exuvie der Nympe (nach STEMPPELL). 3,5:1.

Fig. 3. Exuvie der Subimago (nach STEMPPELL). 3:1.

Fig. 4. Seitliche Ansicht der männlichen Imago (nach STEMPPELL). 1,5:1.

Fig. 5. Hinterleibsende einer männlichen Nympe in ventraler Ansicht. 8:1.

Fig. 6. Hinterleibsende einer weiblichen Larve in ventraler Ansicht. 8:1

Fig. 7. Spitze der Kaufläche der rechten Mandibel mit Chitinzähnen und Borsten. 800 : 1.

Fig. 8. Vorderansicht des Larvenkopfes. 15 : 1.

Fig. 9. Hinterleibsende einer Nymphe kurz vor dem Ausschlüpfen in dorsaler Ansicht. Figur zeigt die amputierte, mittlere Schwanzborste und die in Form einer gewundenen Säule verlaufenden, seitlichen Schwanzfäden. 14 : 1.

Fig. 10. Das 2. Blatt der Tracheenkiemen des 1. Segments. 15 : 1.

Fig. 11. Querschnitt durch ein Stigma des 7. Segments einer weiblichen Imago, entnommen einer Transversalschnittserie. 180 : 1.

Fig. 12. Krallen des Vorderfußes einer weiblichen Nymphe; es sind darin schon die beiden Fußkrallen der Subimago sichtbar. 75 : 1.

Fig. 13. Krallen des Vorderfußes einer weiblichen Subimago. 85 : 1.

Fig. 14. Krallen des Vorderfußes einer männlichen Imago. Die eine derselben zeigt eine abnorme Bildung. 110 : 1.

Fig. 15. Längsschnitt durch einen Teil des Herzens (2., 3. und 4. Abdominalsegment), entnommen einer Frontalschnittserie. 50 : 1.

Fig. 16. Seitliche Ansicht der vordern Aorta mit ihren beiden Aussackungen im Meso- und Metathorax. 50 : 1.

Fig. 17. Einige Blutkörperchen aus der Aussackung des Mesothorax. 640 : 1.

#### Tafel 41.

Fig. 18. Längsschnitt durch die letzte Herzkammer einer Larve mit der nach hinten gerichteten Klappe, entnommen einer Frontalschnittserie. 90 : 1.

Fig. 19. Darm der Larve. Dorsalansicht. 6 : 1.

Fig. 20. Längsschnitt durch den Dünndarm einer Larve, entnommen einer Frontalschnittserie. 60 : 1.

Fig. 21. Durchschnitt durch den Dünndarm einer Subimago. 90 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch den Ösophagus einer Larve oberhalb der Tentoriumplatte, entnommen einer Transversalschnittserie. 140 : 1.

Fig. 23. Querschnitt durch den Dickdarm einer männlichen Subimago, entnommen einer Transversalschnittserie. 100 : 1.

Fig. 24. Querschnitt durch den Teil des Darmes, ungefähr im Anfange des Abdomens, entnommen einer Transversalschnittserie einer Larve. 60 : 1.

Fig. 25. Ein kleines Stück aus dem Querschnitt der Fig. 24 bei stärkerer Vergrößerung. 650 : 1.

Fig. 26. Dorsalansicht des Nervensystems. 15 : 1.

Fig. 27. Männliche Geschlechtsorgane der rechten Seite einer Imago, in eine Ebene ausgebreitet. 30 : 1.

Fig. 28. Ventrale Ansicht der weiblichen Geschlechtsorgane, die Falten zwischen dem 7. und 8. Segment voll entfernt. 15:1.

Fig. 29. Ende einer Eiröhre einer Nymphe. 270:1.

Fig. 30. Spermium einer Imago, mehrere tausend Mal vergrößert.

Tafel 42.

Fig. 31—43. Querschnitte durch die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane einer befruchteten weiblichen Imago, entnommen einer Transversalschnittserie. Die Schnitte sind, einschließlich aller nicht gezeichneten, von 1 an fortlaufend numeriert und die Nummern in Klammern beigelegt. Die Anzahl der fehlenden Nummern gibt jedesmal die Anzahl der zwischen den einzelnen Figuren fehlenden Schnitte an. 40:1.

Fig. 44. Dorsalansicht der Oviducte und des Rec. sem. einer Imago. 10:1.

Fig. 45. Weibliche Geschlechtsorgane von *Prosopistoma* (nach VAYSSIÈRE, 1890, tab. 4, fig. 25). 30:1.

„ unpaariges, taschenartiges Gebilde, *o*, *o'* Oviducte, *l*, *l'* sehnige Filamente, *c* Kanälchen, die zu einem dorsal vom Rectum gelegenen, drüsenartigen Körper führen.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.







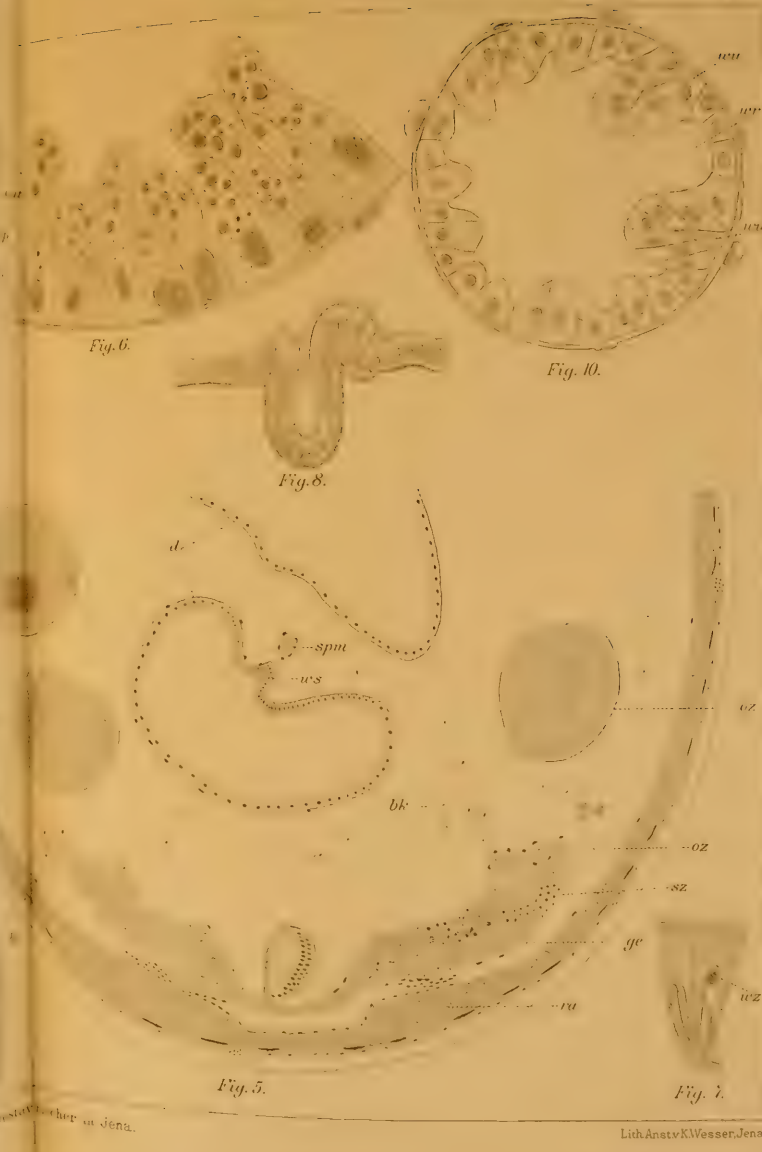
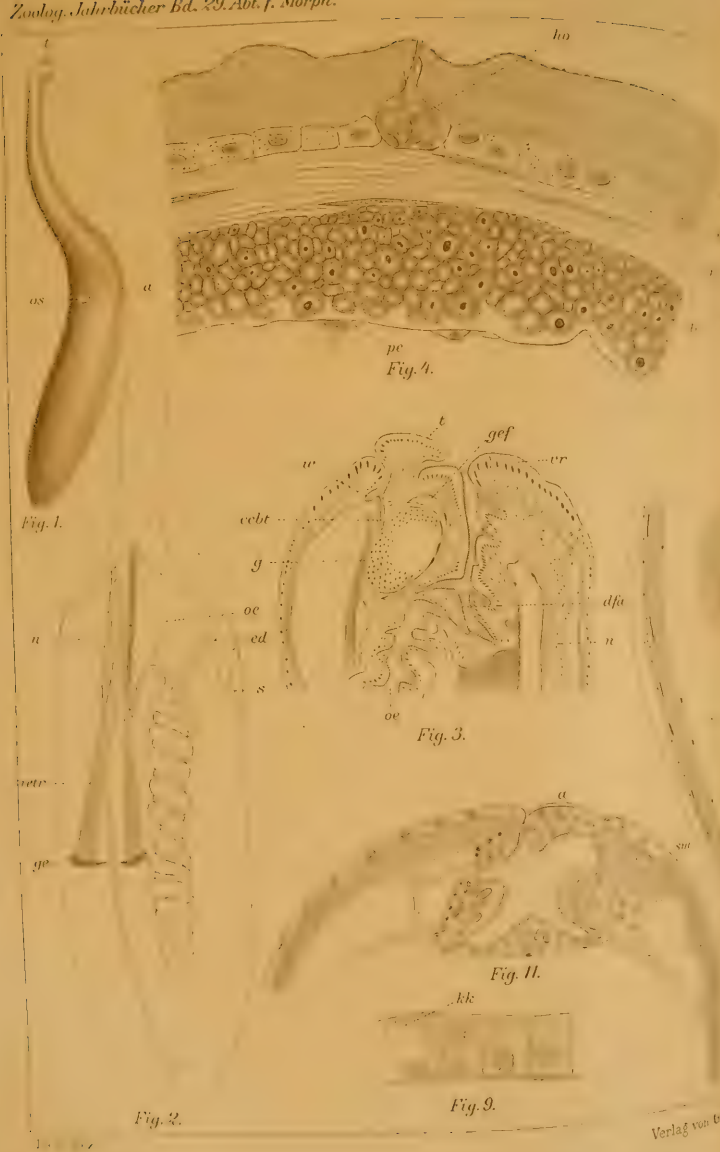












Fig. 12.

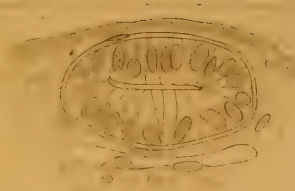


Fig. 15.



Fig. 14.



Fig. 16.



Fig. 17.

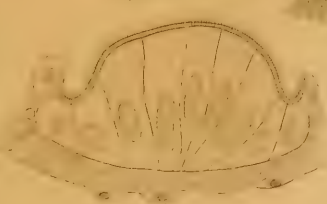


Fig. 18.

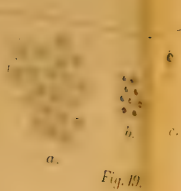


Fig. 19.

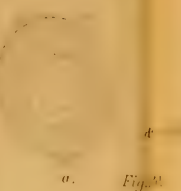


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.

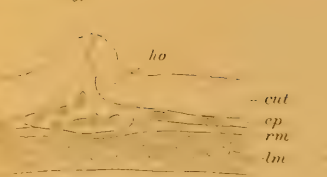
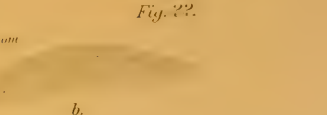


Fig. 24.

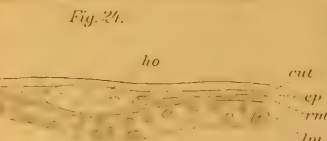


Fig. 25.

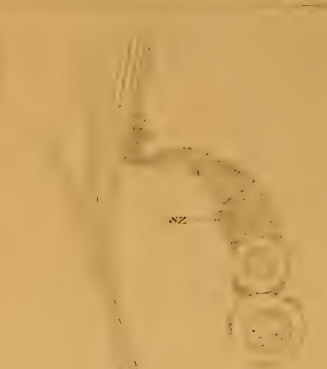
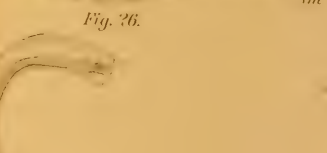


Fig. 21.

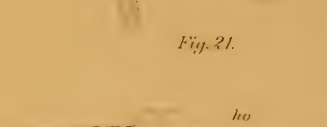
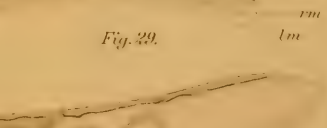
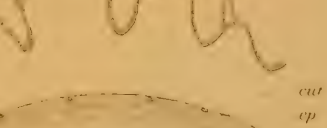
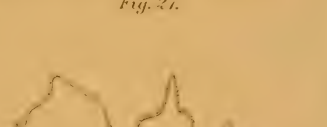
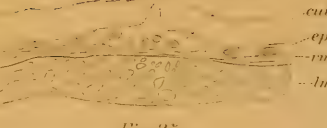


Fig. 22.

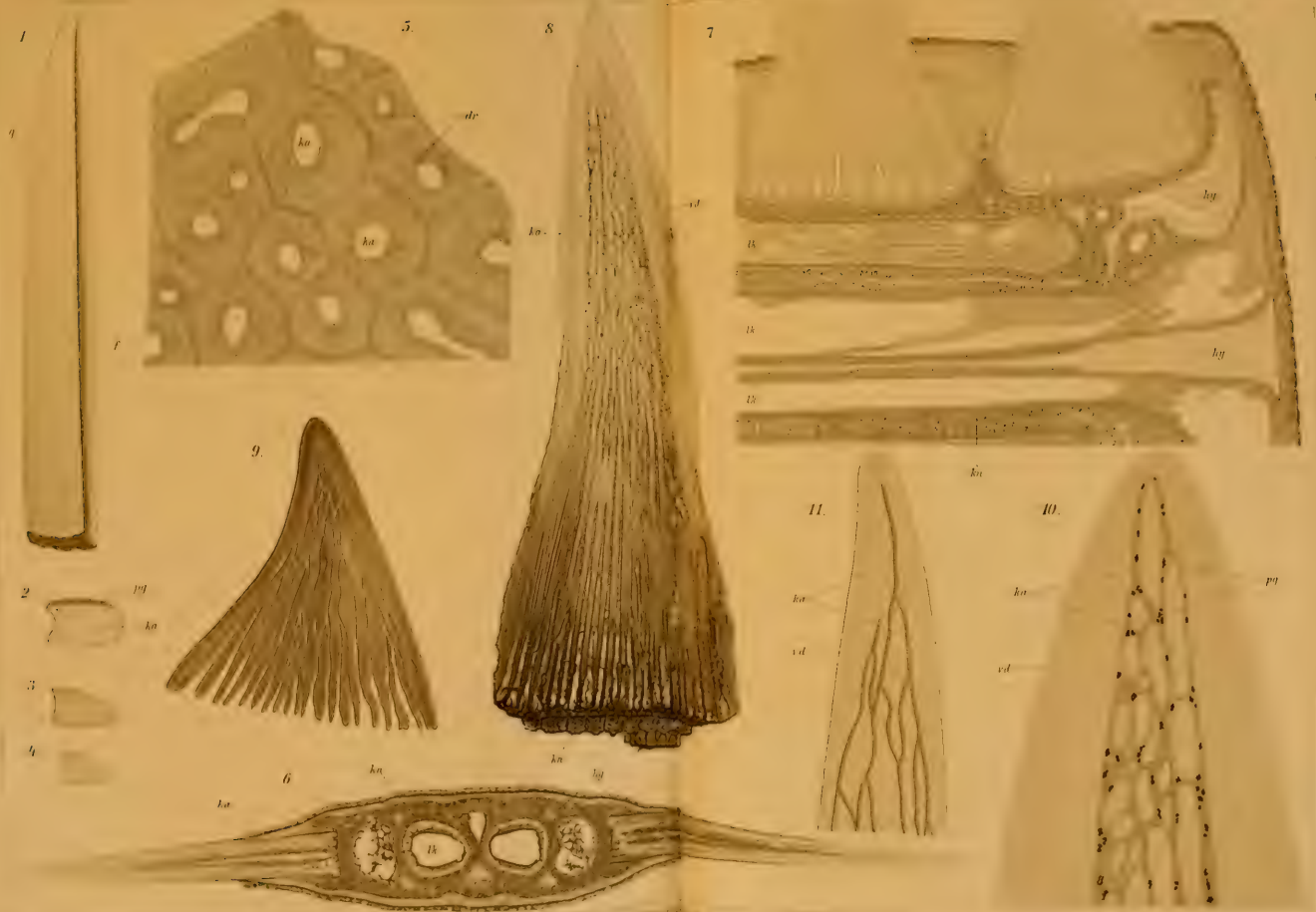










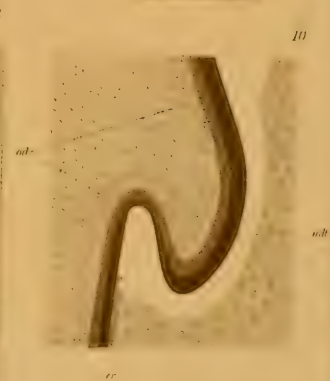
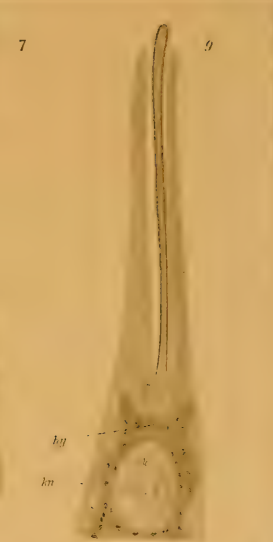
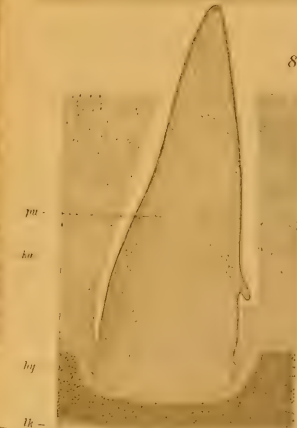
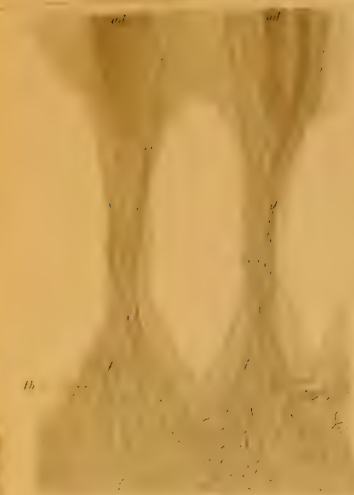












gezeichnet von Gustav Fischer in J.

1884 Anst. v. Johannes Arnold, Jena

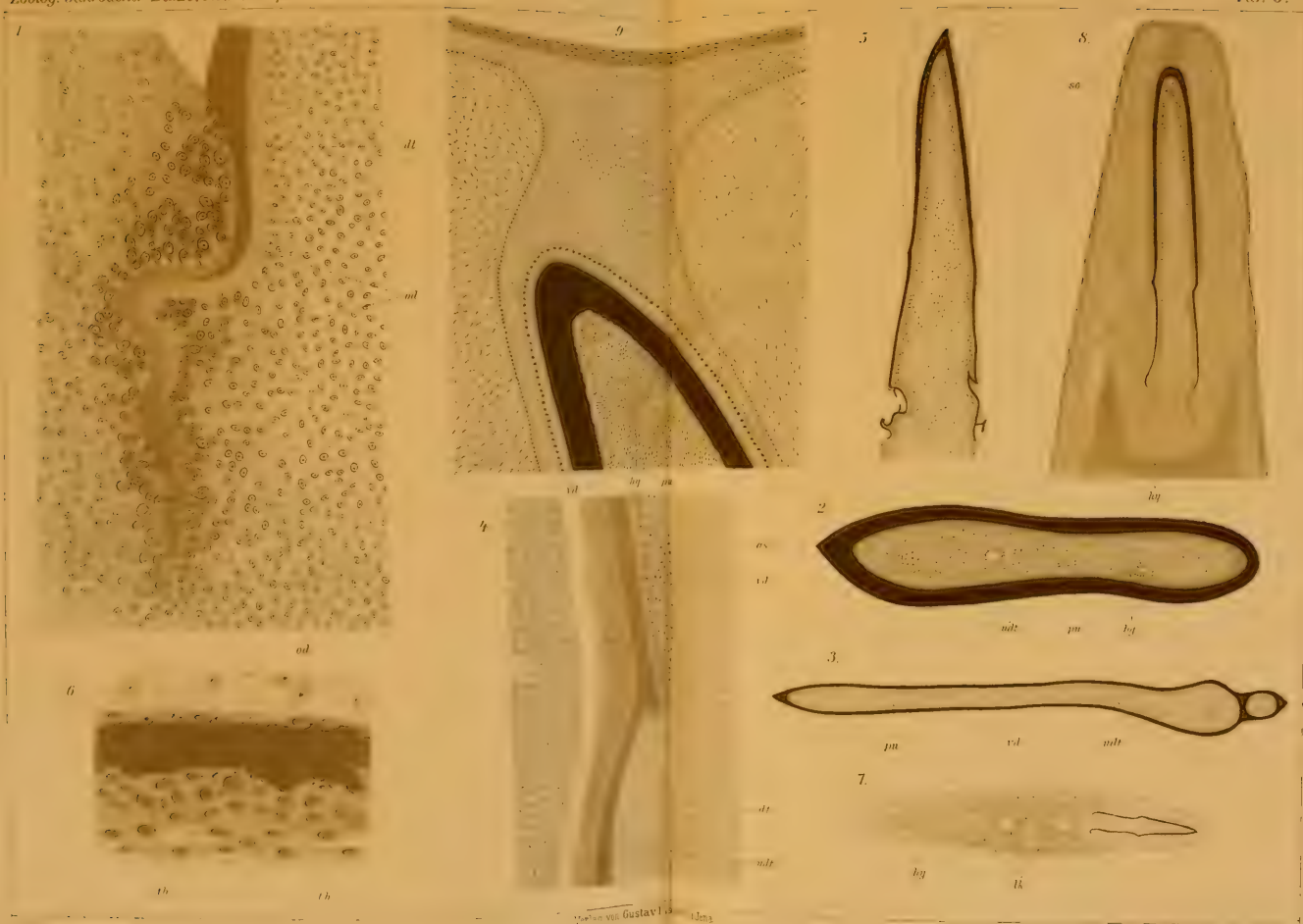
Regel ger









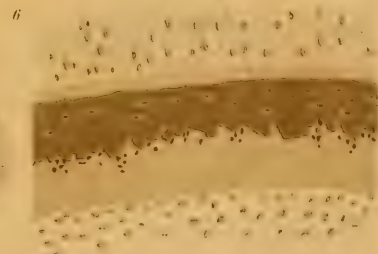
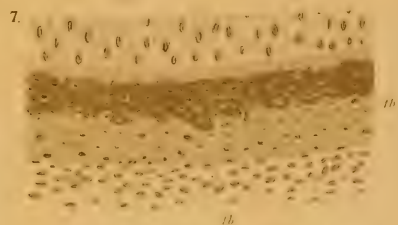
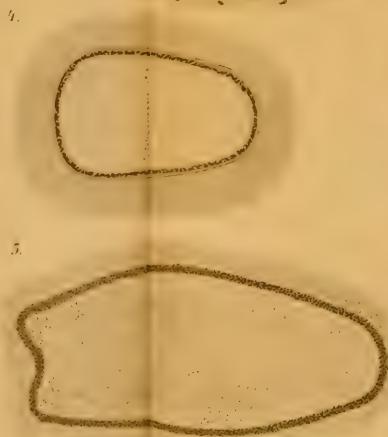
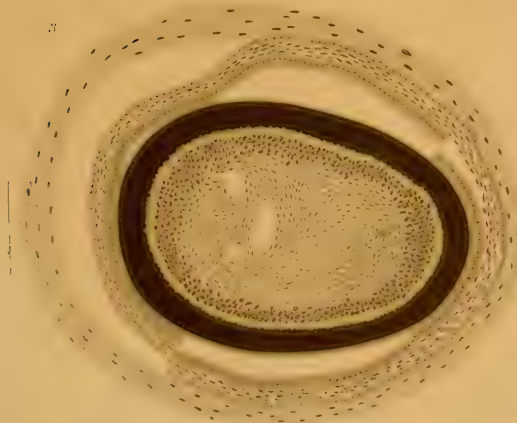
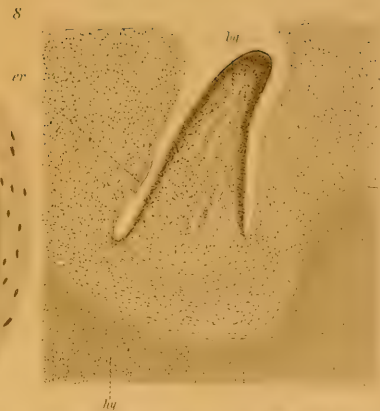
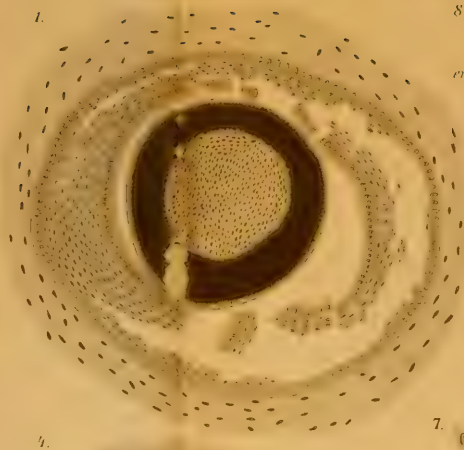
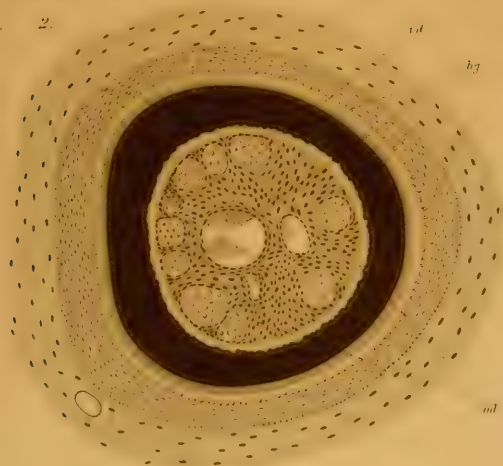










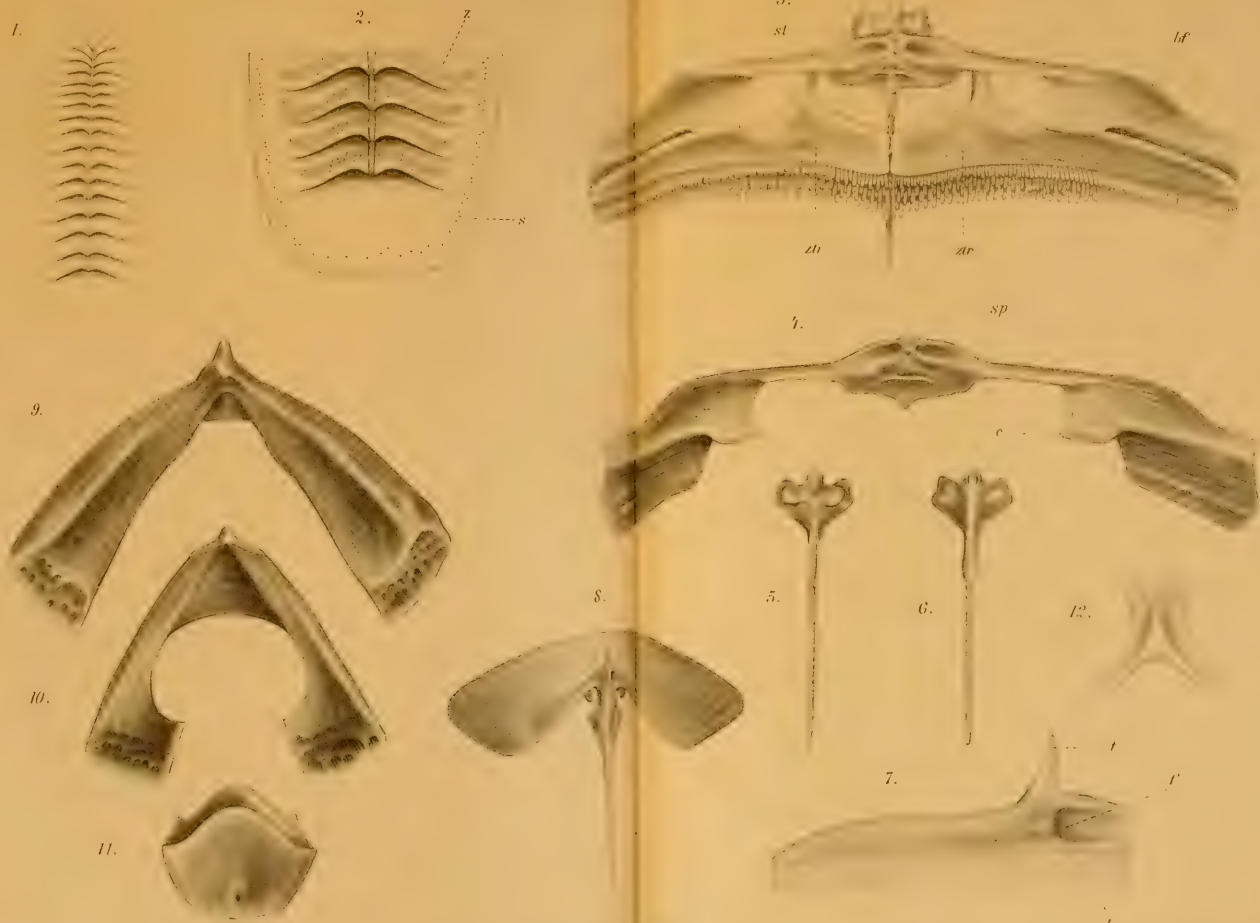


























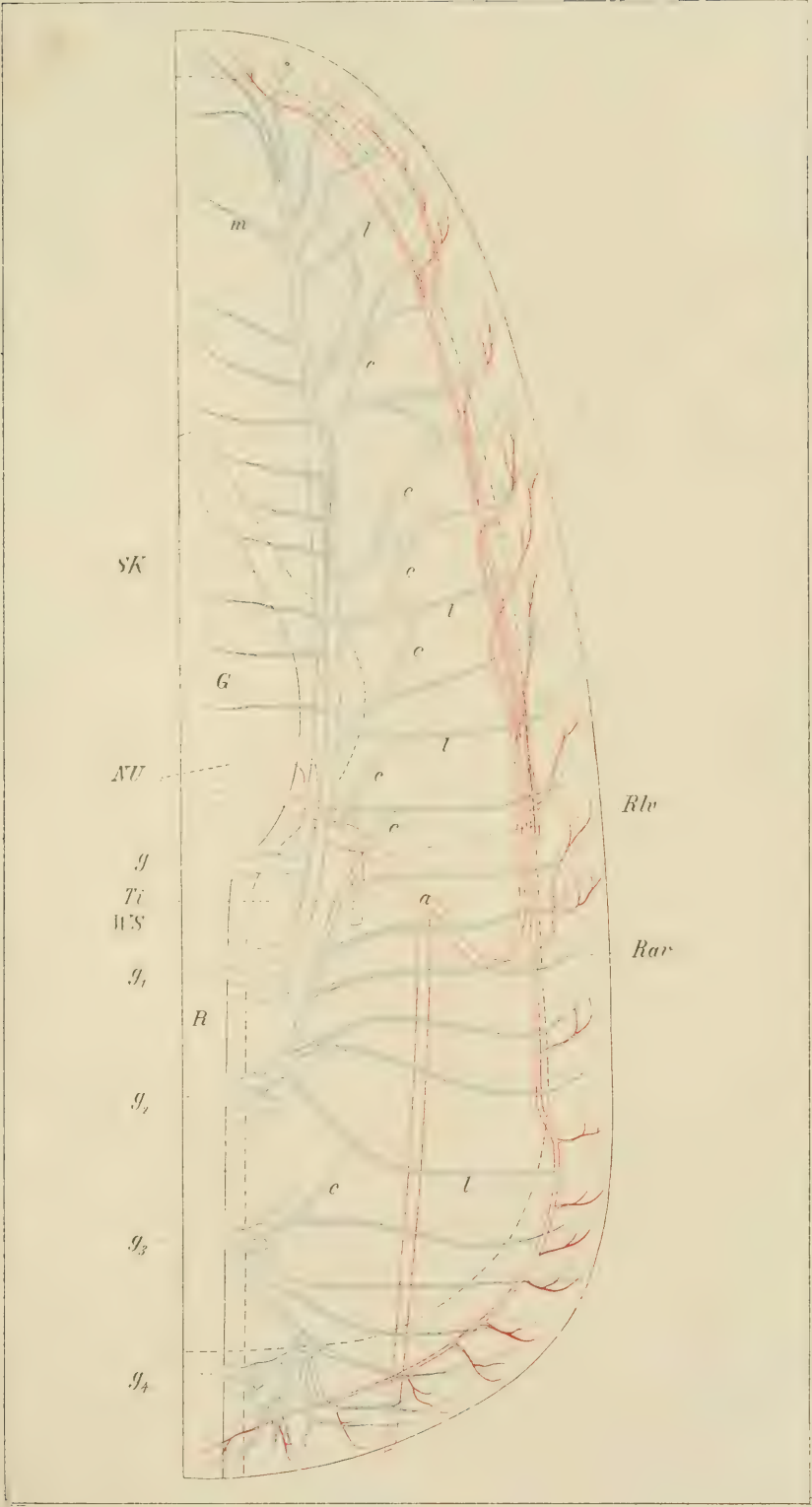










Fig. 24



Fig. 23



Fig. 25





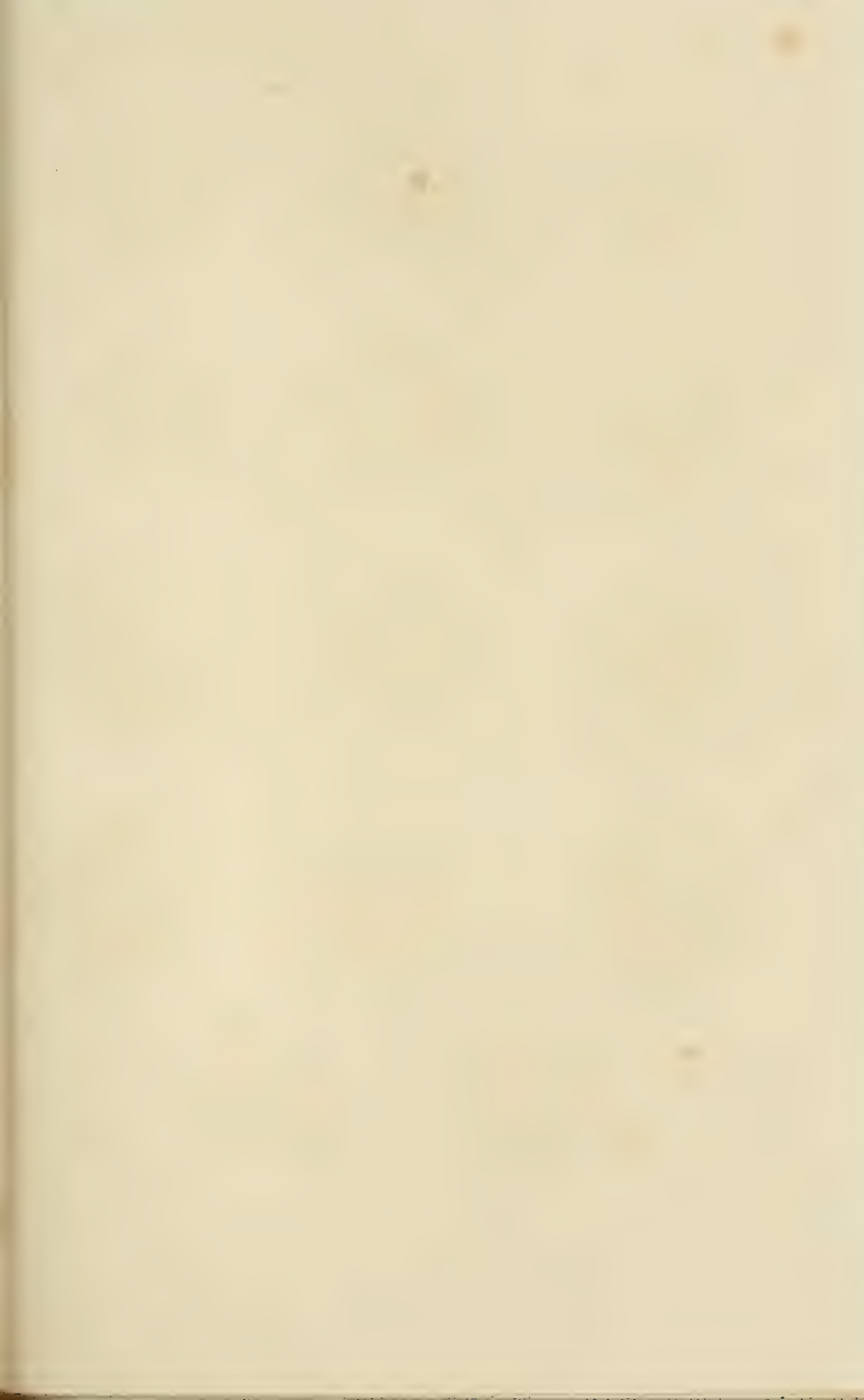






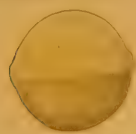












35.



36.



37.



38.



39.



40.



41.



42.



43.



44.



45.



46.



47.



48.



49.



50.



51.



52.



53.



54.



55.



56.



57.



58.



59.



60.



61.



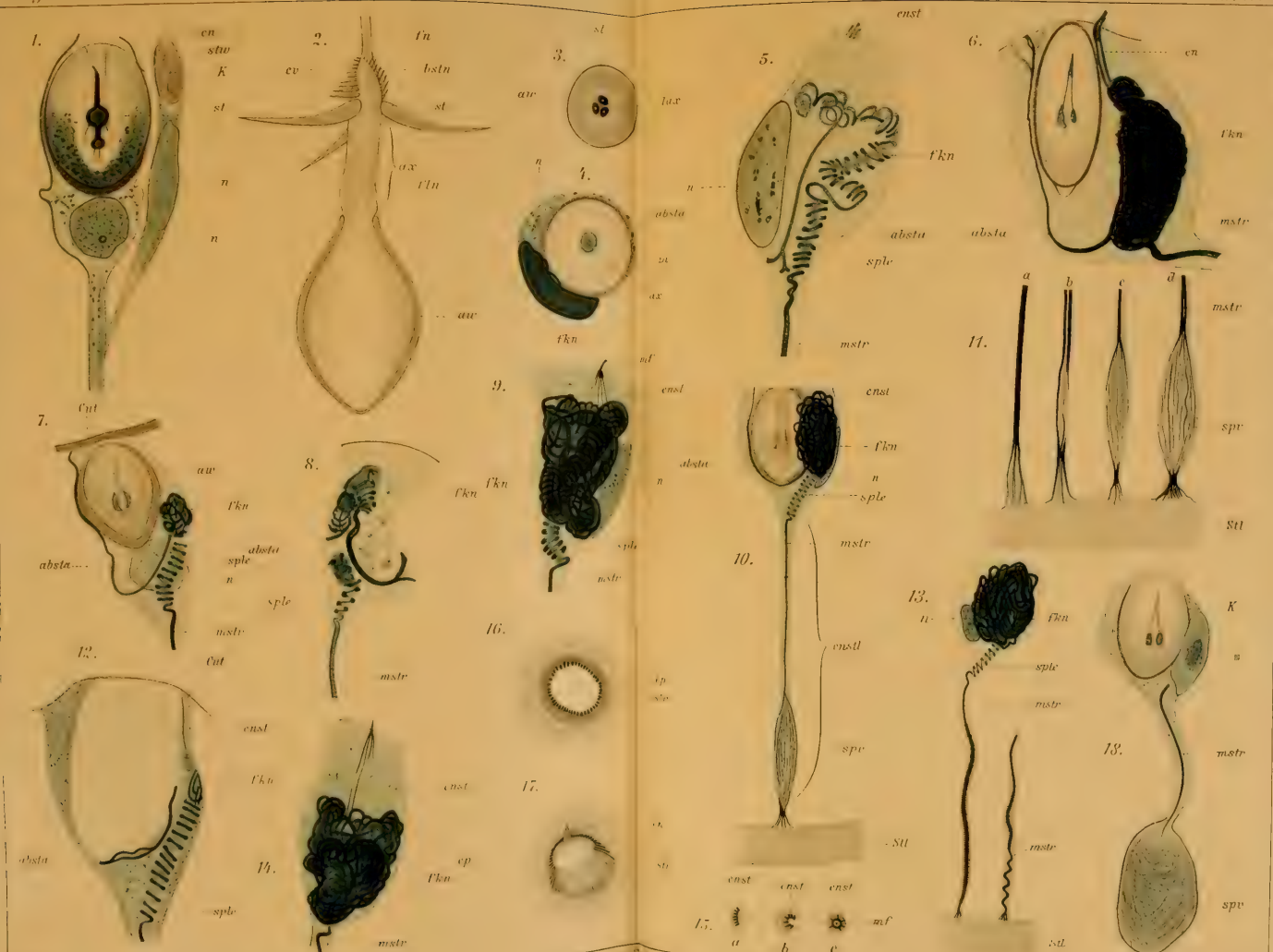
62.

























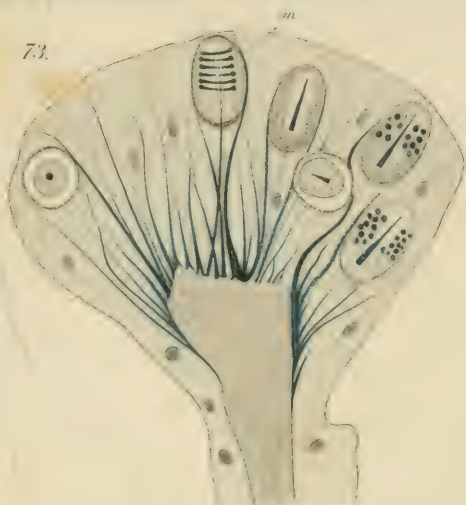




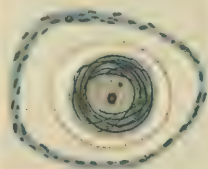




73.



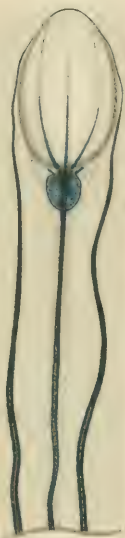
74.



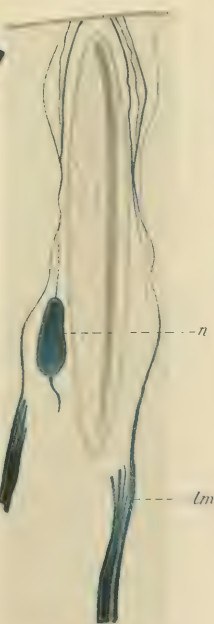
77.



75.



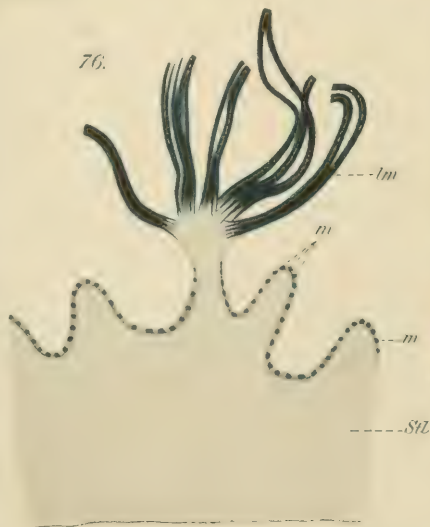
78a.



78b.



76.











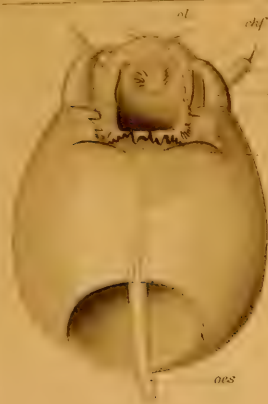


Fig. 1.

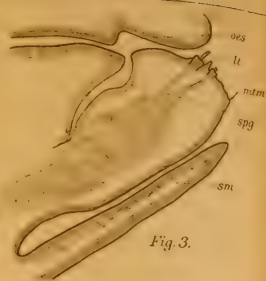


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 2.

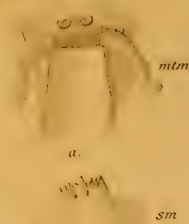
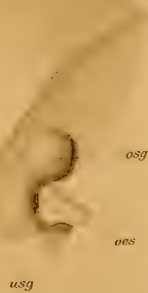


Fig. 5.



Fig. 6.

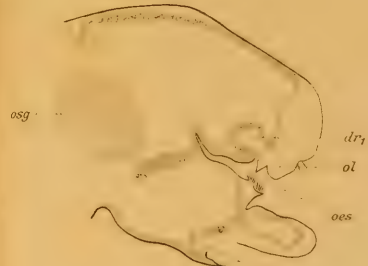


Fig. 7.

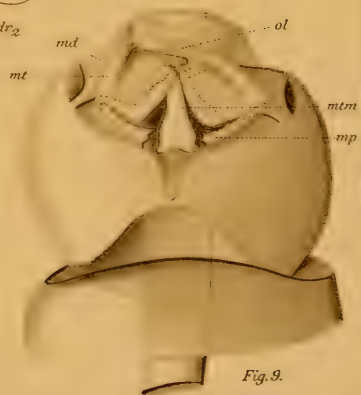


Fig. 9.



Fig. 8.









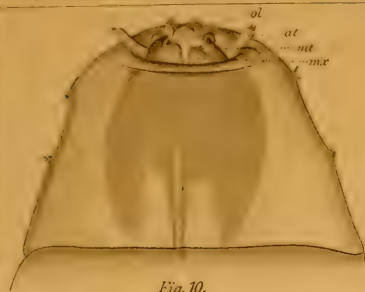


Fig. 10.

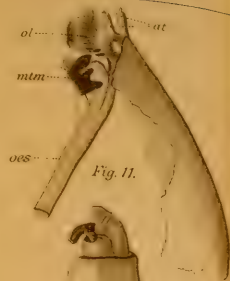


Fig. 11.

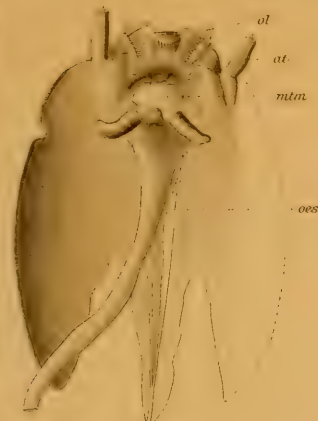


Fig. 12.

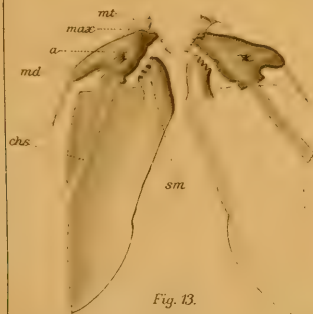


Fig. 13.

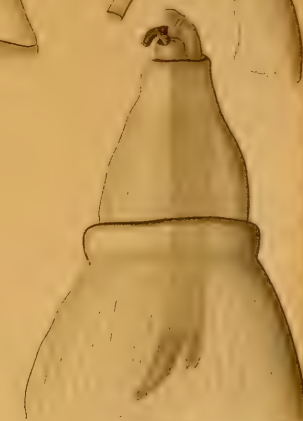


Fig. 14.

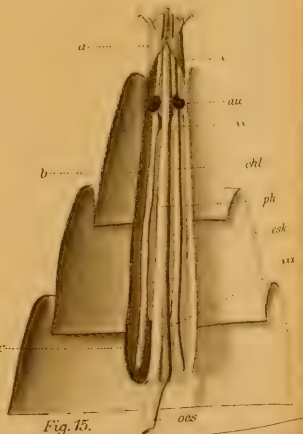


Fig. 15.

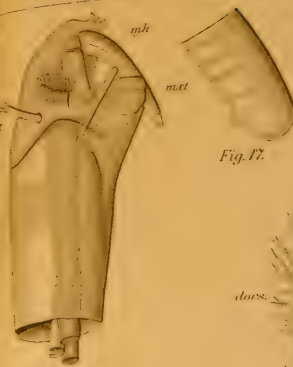


Fig. 16.

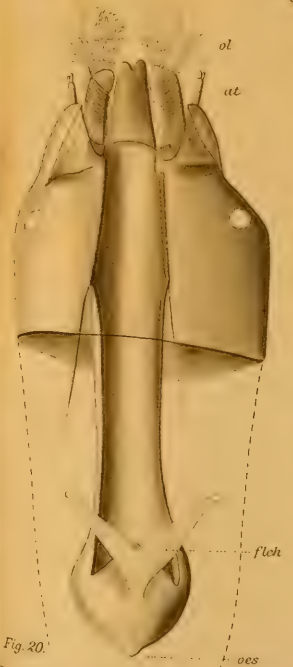


Fig. 20.

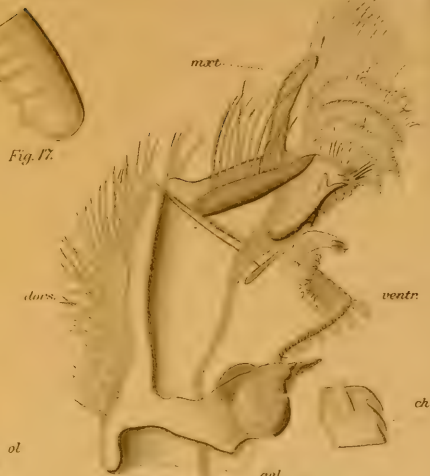


Fig. 17.

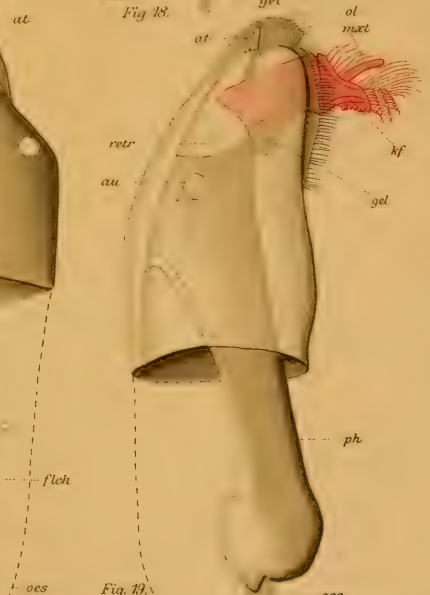


Fig. 19.









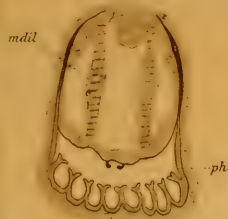


Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.

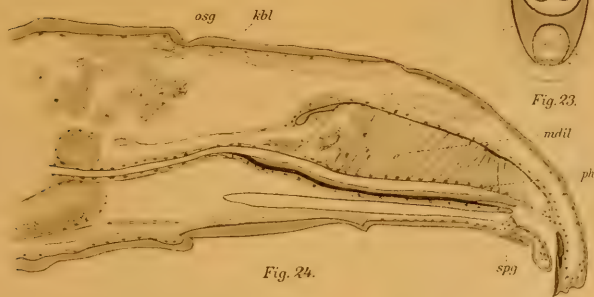


Fig. 24.

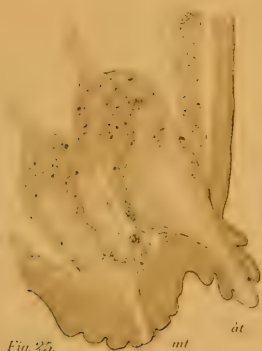


Fig. 25.

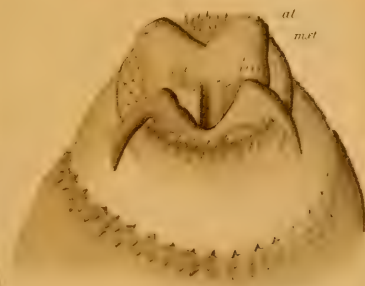


Fig. 26.

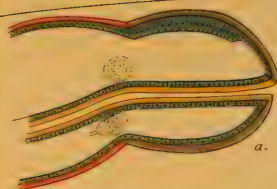


Fig. 27.

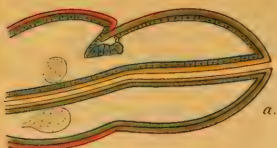


Fig. 28.

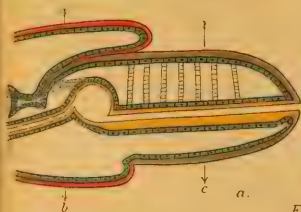


Fig. 29.

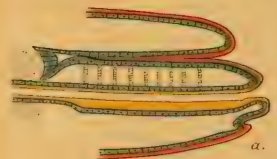
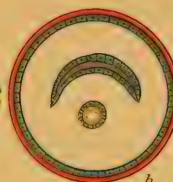


Fig. 30.

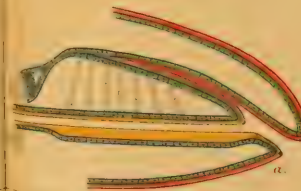
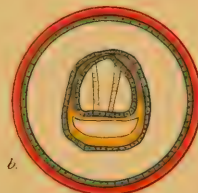


Fig. 31.

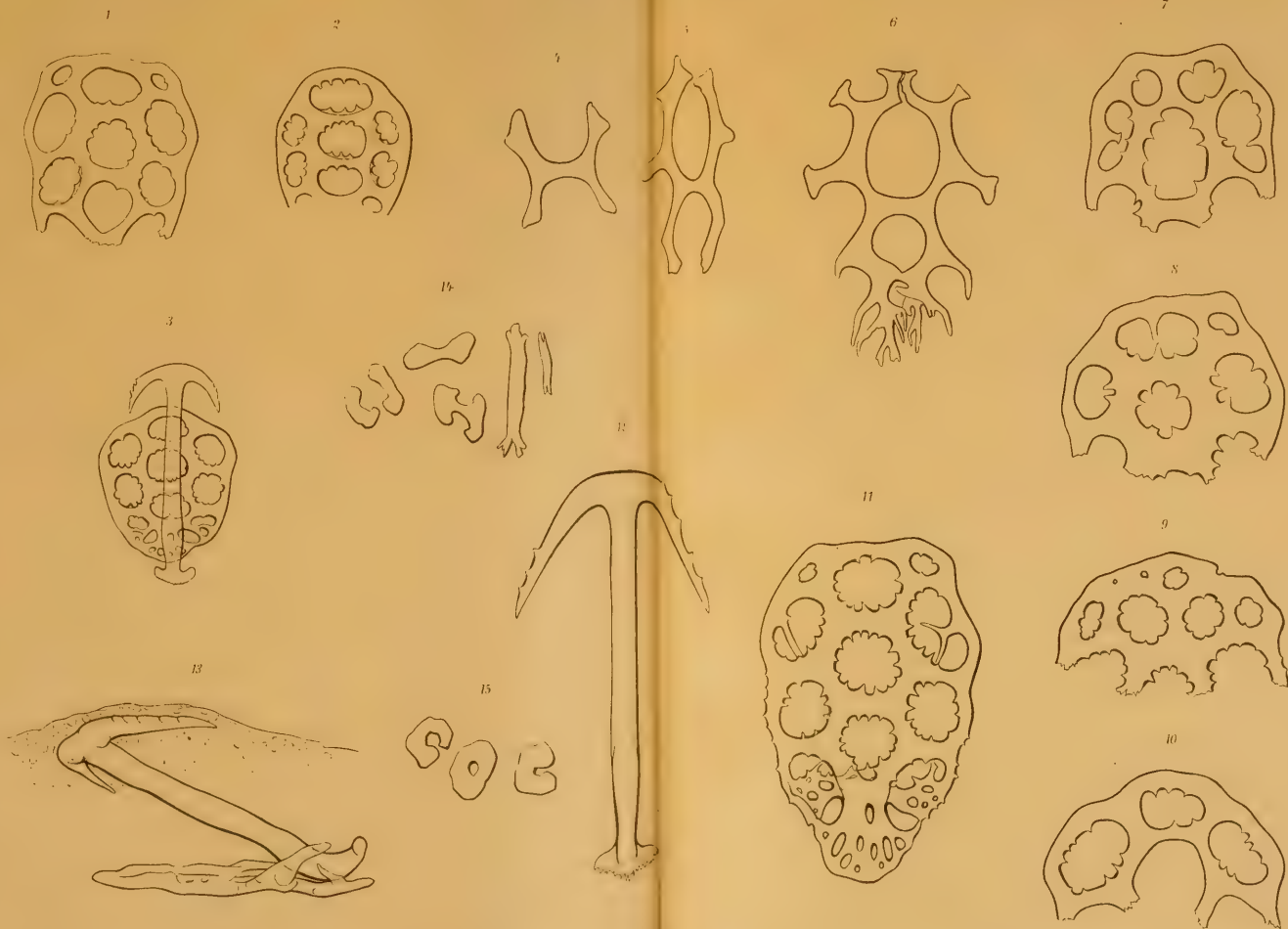






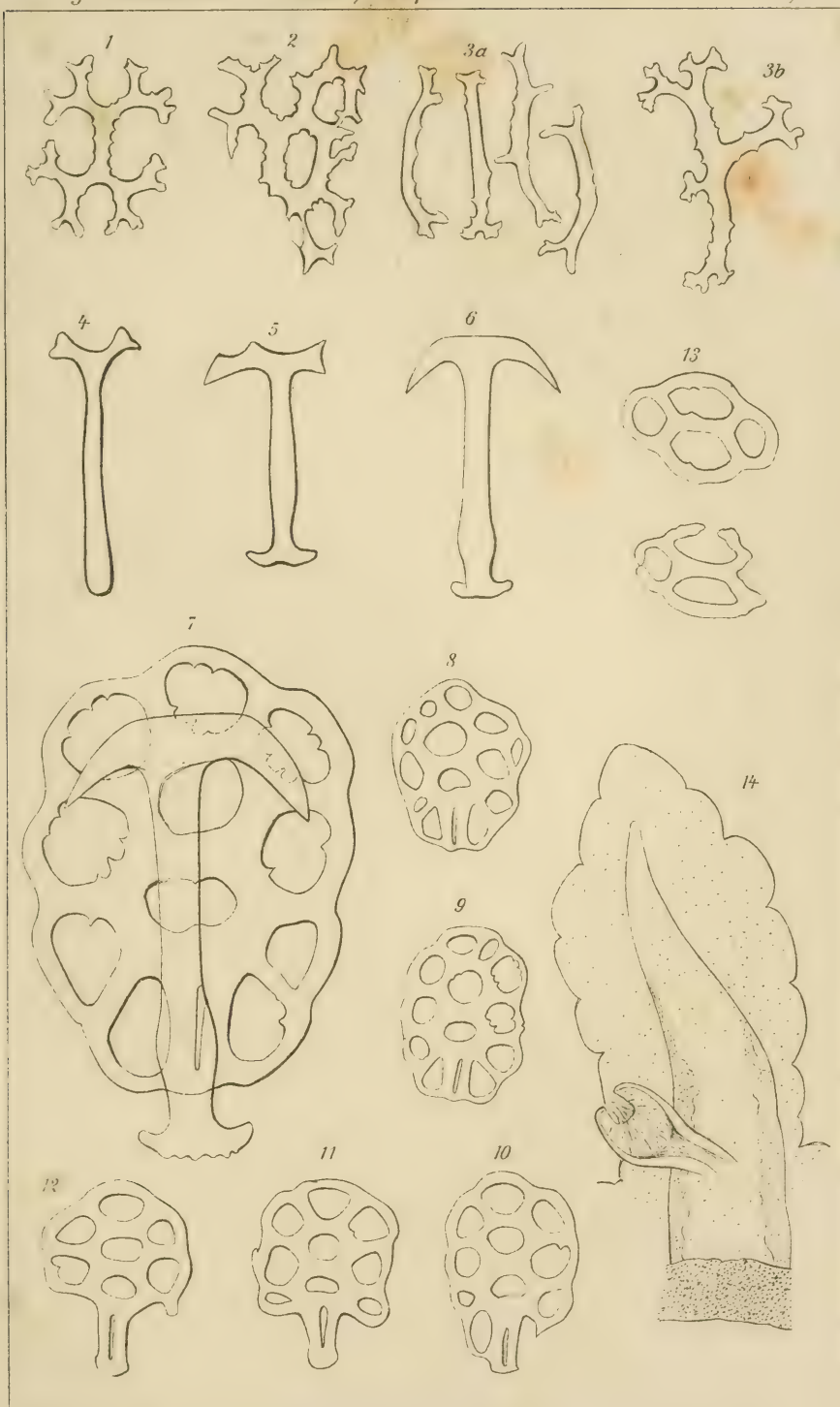




















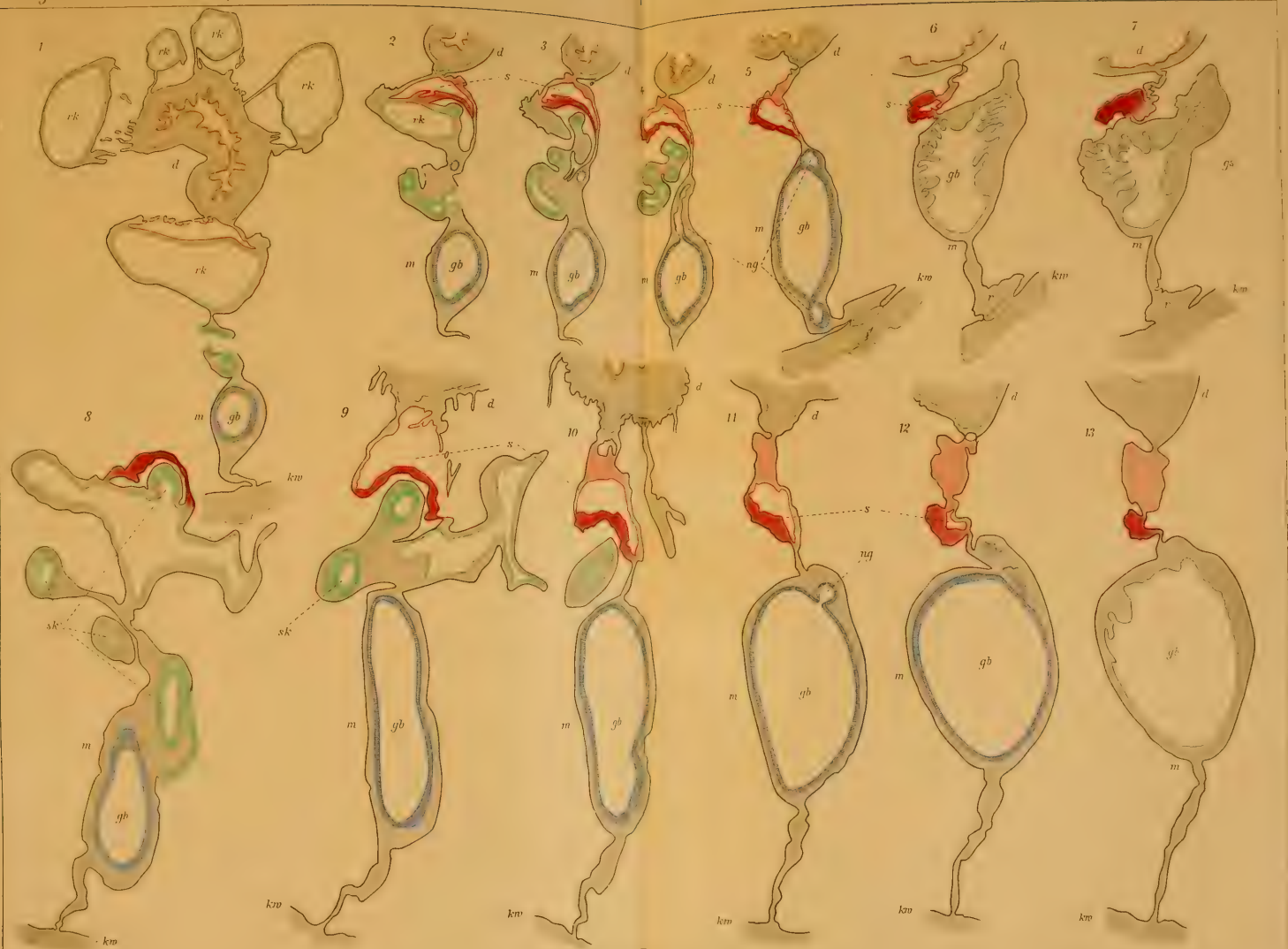
























































67.



68.



69.



70.



71.



72.



73.



74.



75.



76.



77.



78.

















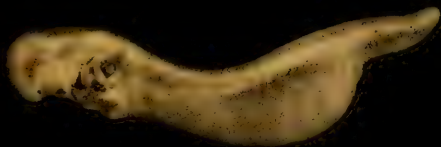




93



94



95



96



97



98



99



100



































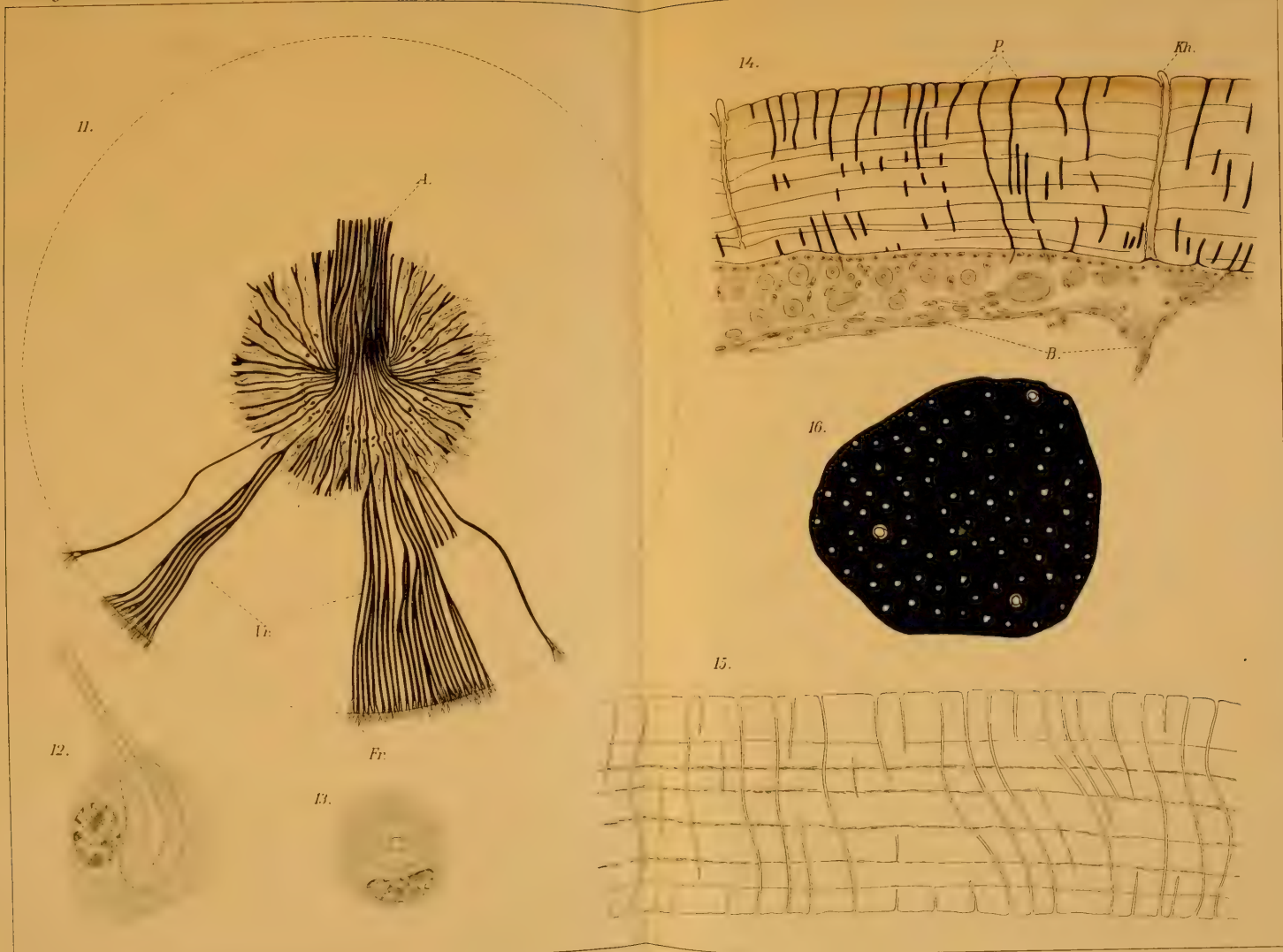


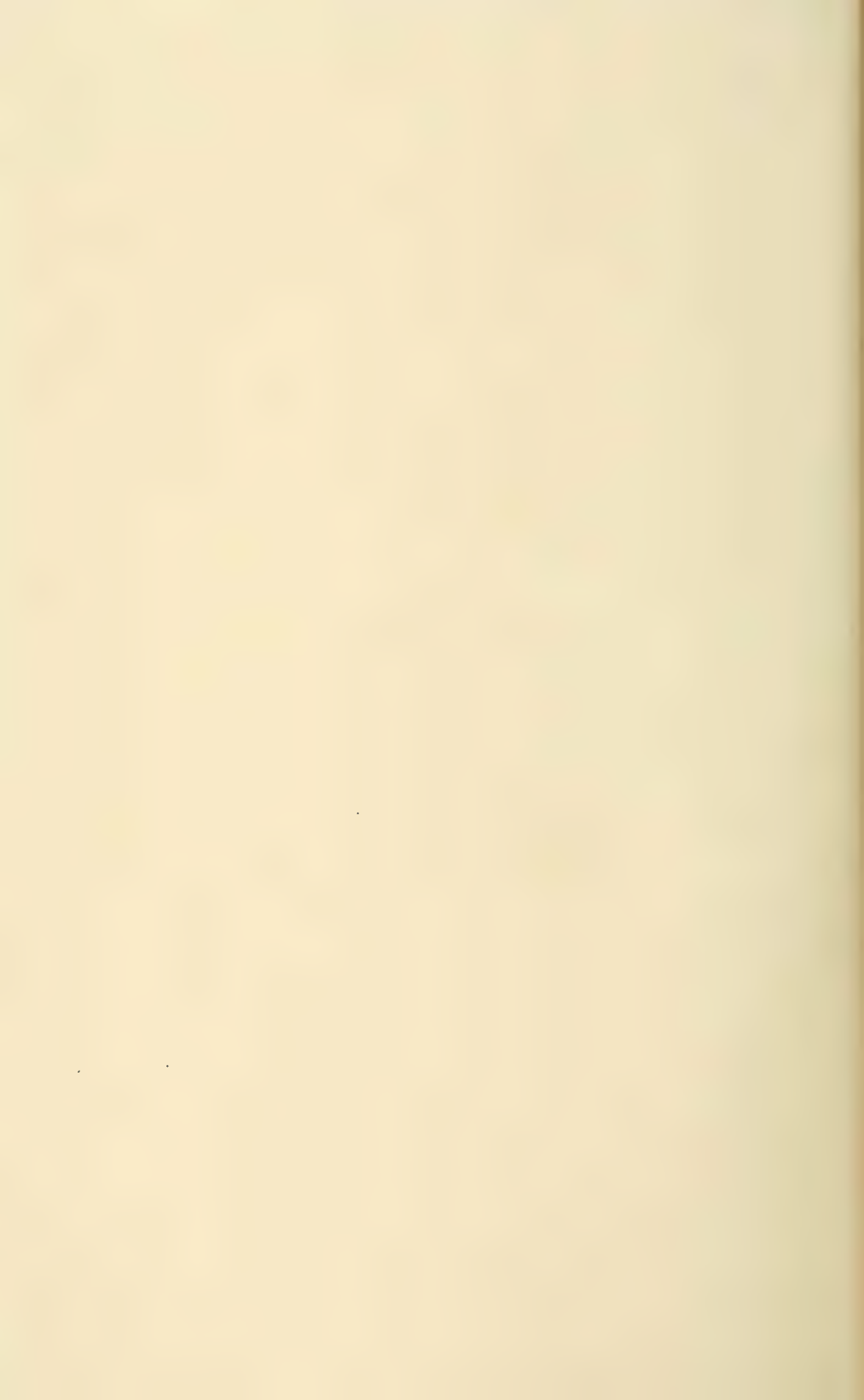


















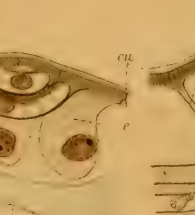
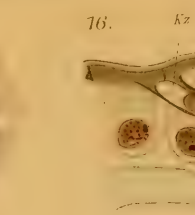
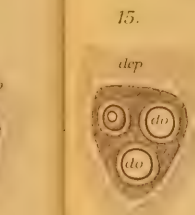
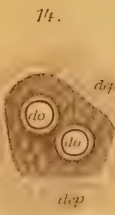
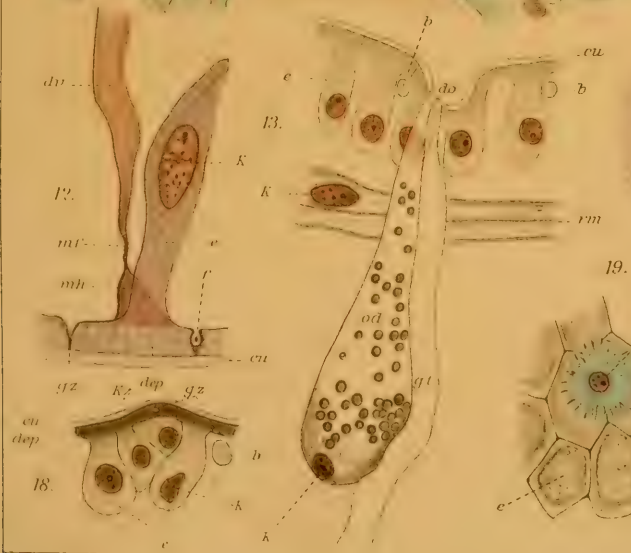
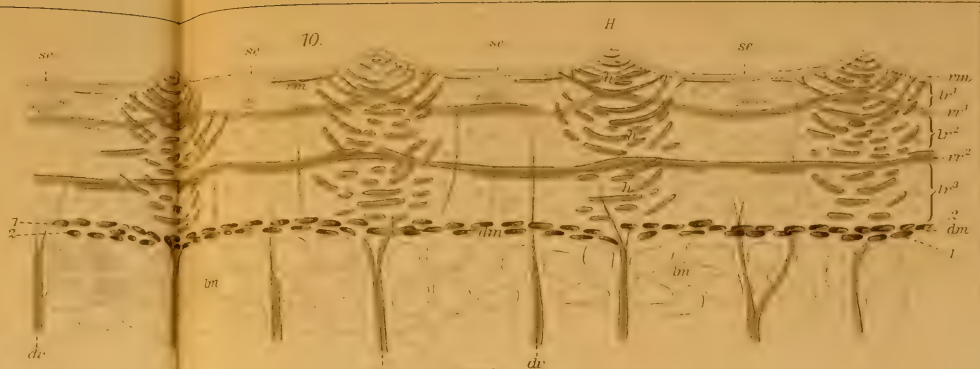




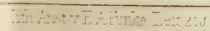










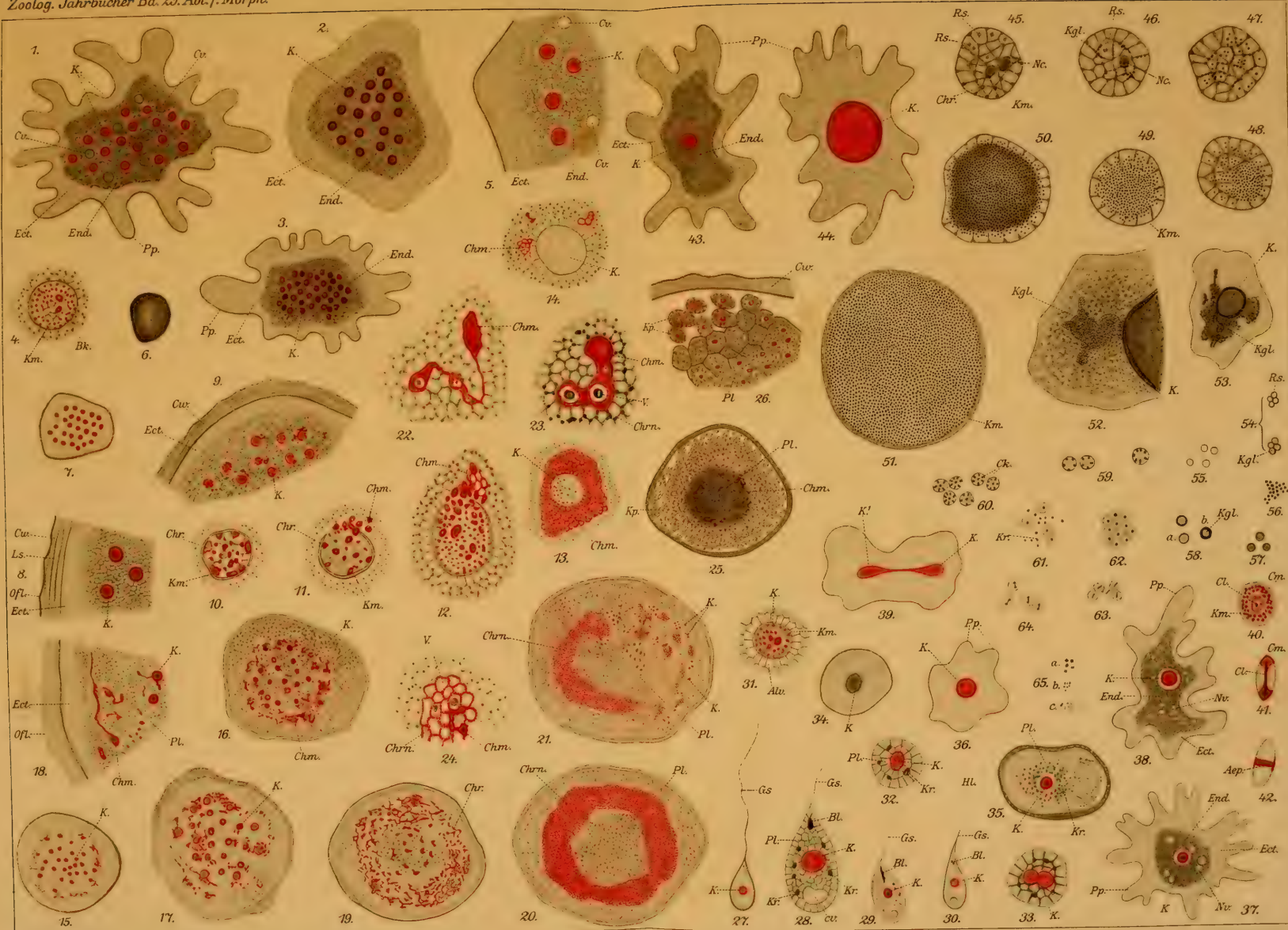


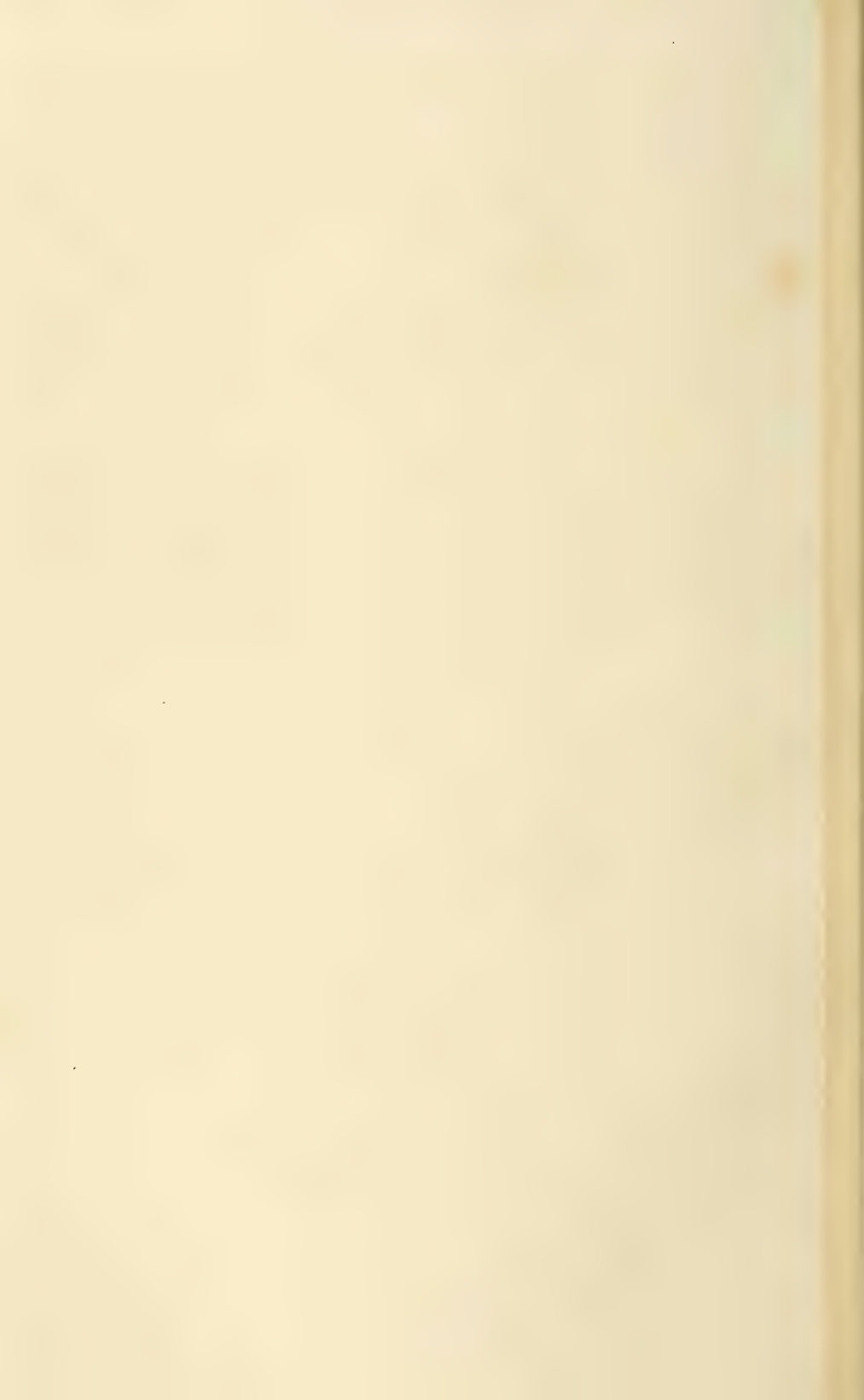








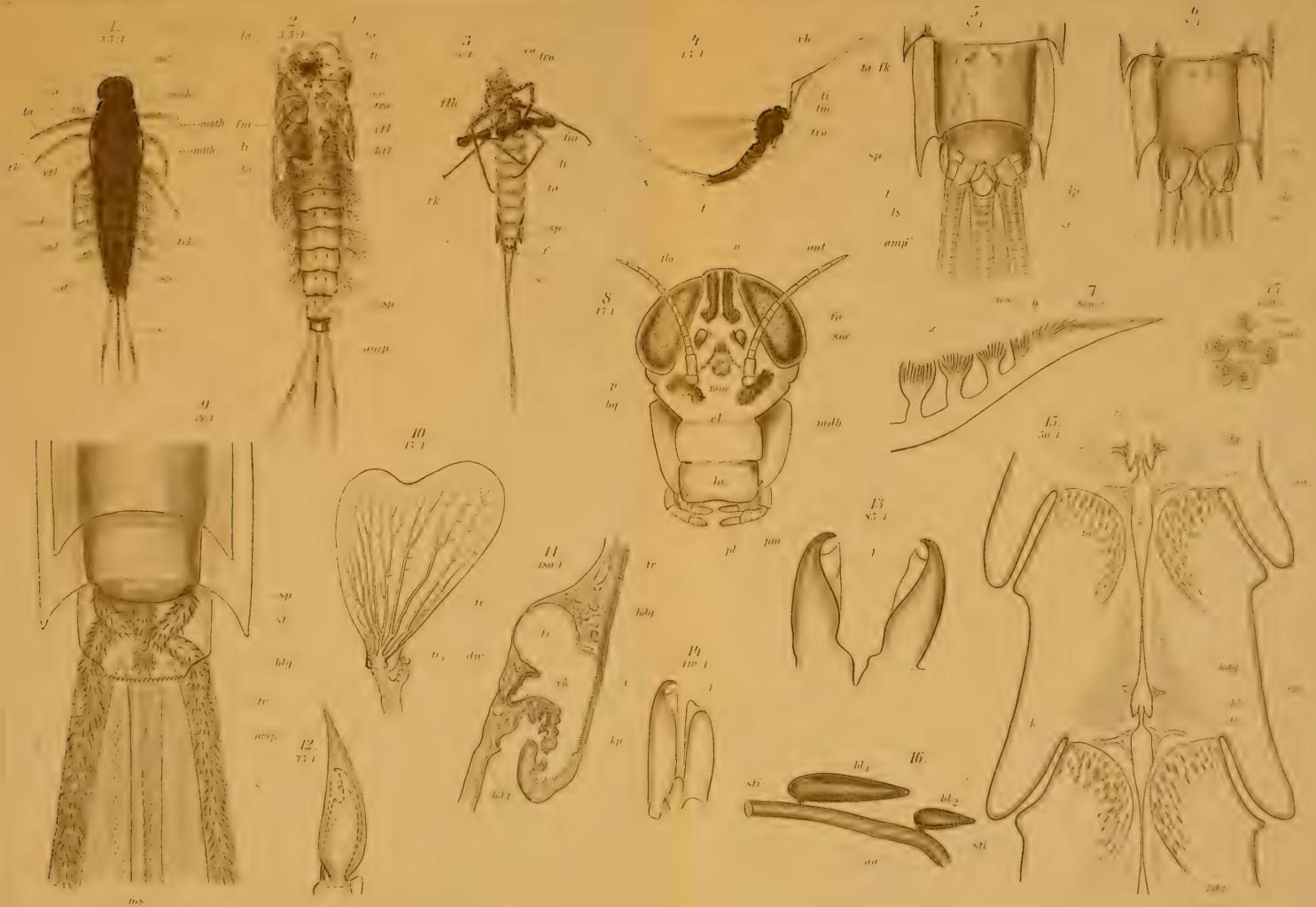












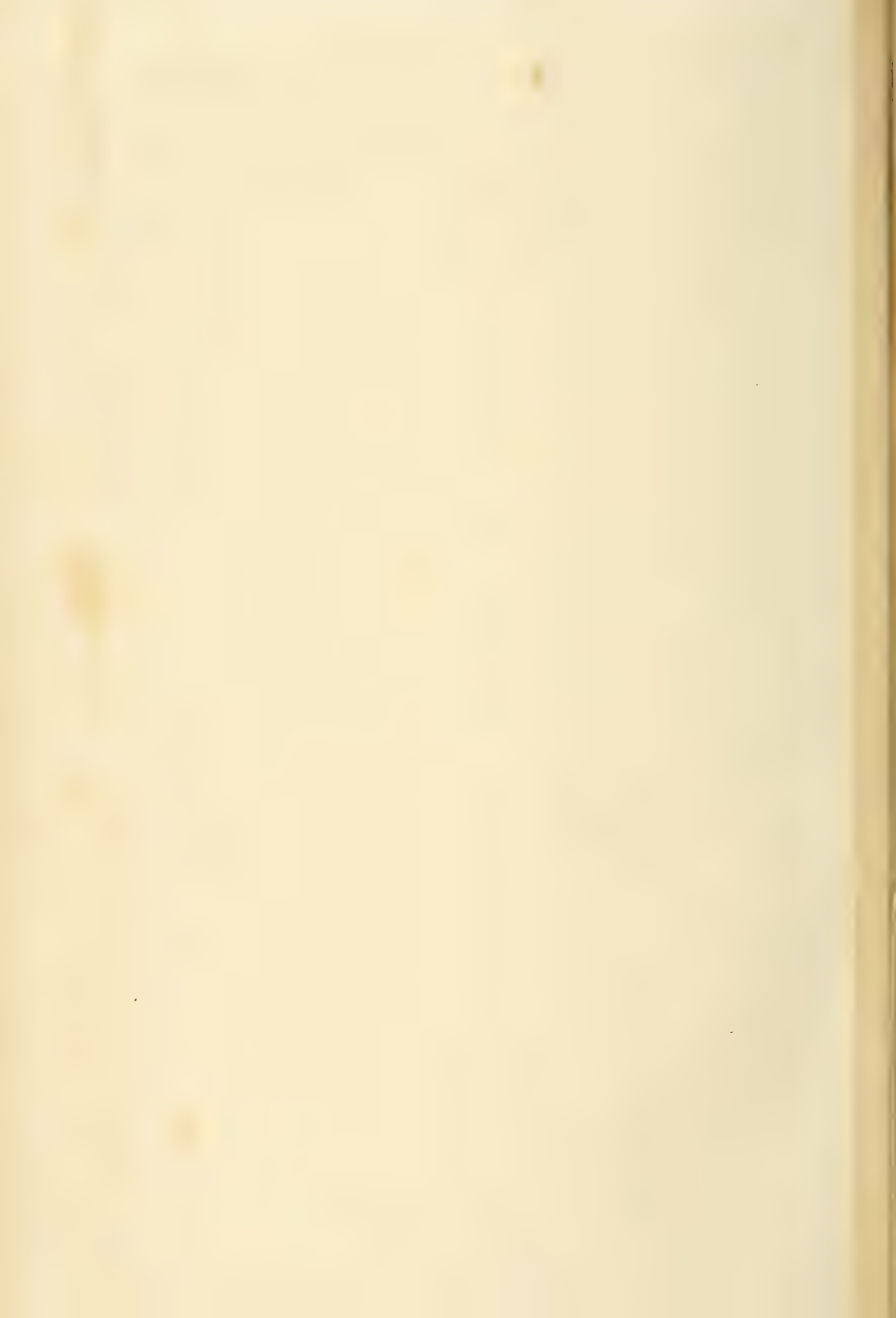




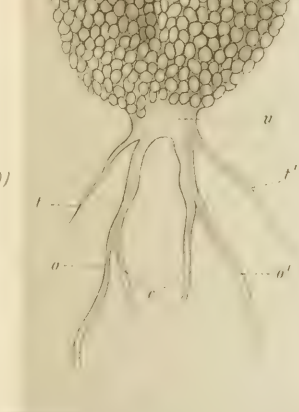
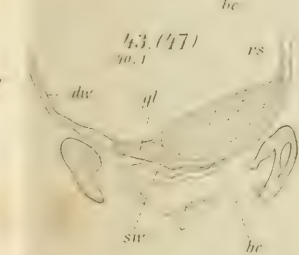
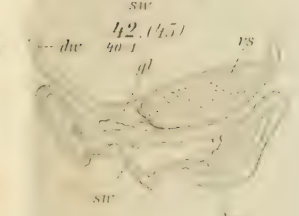
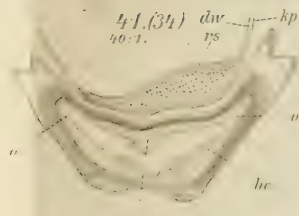
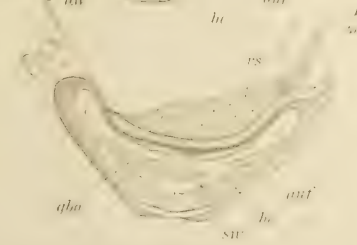
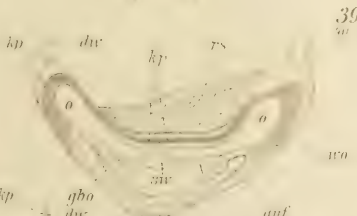
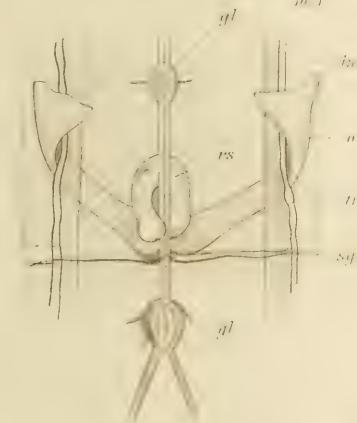
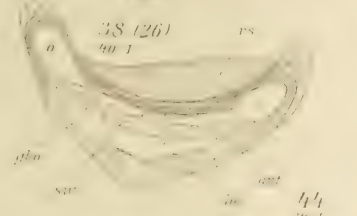
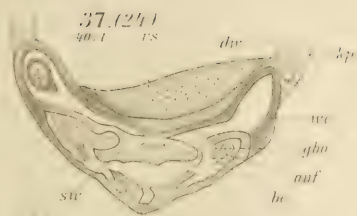
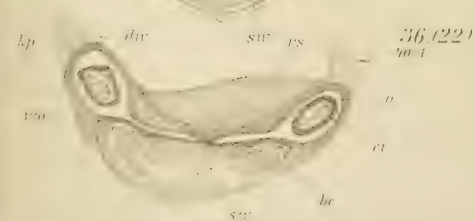
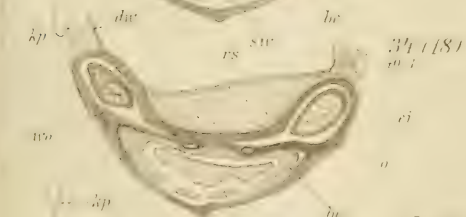
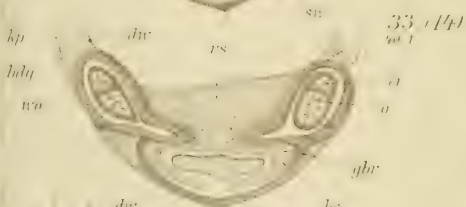
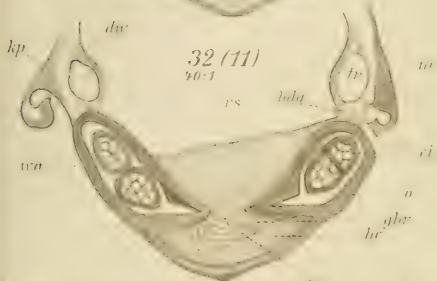
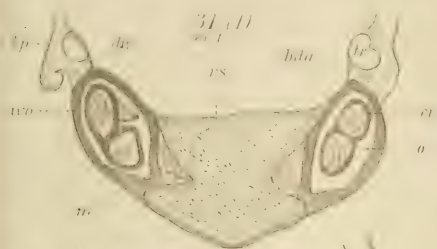


























MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04636

